SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

32

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 399	23 S.	Stuttgart, 31. 3. 1987

Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Pterostichus nigrita* (Paykull) (Coleoptera: Carabidae)

Skeleton and Musculature of the Head of the Larva of *Pterostichus nigrita* (Paykull) (Coleoptera: Carabidae)

Von Gert Tröster, Tübingen

SMITHSONIAN
MAY 2 4 1988
LIBRARIES

Mit 16 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

(1.) Skeleton and musculature of the head of the larva of *Pterostichus nigrita* (Paykull 1790) are described.

(2.) The head is prognathous; the occipital foramen is oblique and bounded by the postoccipitalapodeme (chapter 3.1.).

(3.) As sutures are perceptible:
Dorsally: frontal suture, epicranial suture, postoccipital suture, ledge behind the eyes, ledge between eye and frontal suture (3.1.).
Ventrally: gular suture (3.1.).

(4.) The labrum is fused to the clypeus (3.1.).
(5.) The tentorium has a caudally directed, semicircular bridge (3.2.).
(6.) The anterior tentorial arms are fused to the head capsule for a short distance (3.2.).
(7.) The posterior tentorial arms are shifted to the middle (3.2.).
(8.) The antenna is four-segmented, its protractor and retractor are crossed (4.1.1., 4.1.2.).
(9.) The mandible has only one cutting edge, which works against the fore-edge of the clypeolabrum (4.2.1.).
(10.) The cardo is ringshaped (4.3.1.).
(11.) The musculus tentoriostipitalis is divided into two portions (4.3.2.).
(12.) Lacinia and galea are reduced (4.3.1.).
(13.) Submentum and gula are fused to the postgenae (4.4.1., 6.2.).
(14.) A cibarial pump is present (5.1., 5.3.).
(15.) The musculature of the pharynx is strongly reduced (5.2.).

Zusammenfassung

1. Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Pterostichus nigrita* (Paykull 1790) wurden untersucht.

2. Der Kopf ist prognath; das Hinterhauptsloch ist schräggestellt und wird vom Postoccipitalapodem begrenzt (Kapitel 3.1.).
3. Als Nähte sind erkennbar:
Dorsal: Frontalnaht, Epicranialnaht, Postoccipitalnaht, Hinteraugenleiste, Leiste zwischen Auge und Frontalnaht (3.1.).
Ventral: Gularsutur (3.1.).
4. Das Labrum ist mit dem Clypeus verschmolzen (3.1.).
5. Das Tentorium bildet eine caudal gerichtete, halbkreisförmige Brücke aus (3.2.).
6. Die vorderen Tentorialarme sind ein Stück weit mit der dorsalen Kopfkapsel verwachsen (3.2.).
7. Die hinteren Tentorialarme sind zur Mitte hin zusammengerückt (3.2.).
8. Die Antenne ist viergliedrig, ihr Pro- und Retraktor überkreuzen sich (4.1.1., 4.1.2.).
9. Die Mandibel hat nur eine Schneidekante; die gegen die Vorderkante des Clypeolabrum arbeitet (4.2.1.).
10. Der Cardo ist ringförmig (4.3.1.).
11. Der Musculus tentoriostipitalis ist in zwei Portionen aufgeteilt (4.3.2.).
12. Lacinia und Galea sind reduziert (4.3.1.).
13. Submentum und Gula sind mit den Postgenae verschmolzen (4.4.1., 6.2.).
14. Eine Cibarialpumpe ist ausgebildet (5.1., 5.3.).
15. Die Pharynxmuskulatur ist stark reduziert (5.2.).

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material, Methoden und Abkürzungen 3
2.1. Material 3
2.2. Methoden 3
2.3. Abkürzungsverzeichnis 3
3. Kopfkapsel 4
3.1. Übersicht und Konstruktion 4
3.2. Tentorium 5
4. Kopfanhänge und ihre Muskulatur 8
4.1. Antenne 8
4.2. Mandibel 8
4.3. Maxille 10
4.4. Labium 11
5. Äußerer Nahrungskanal, seine Muskulatur und Funktion 13
5.1. Allgemeines 13
5.2. Muskulatur 14
5.3. Funktion 14
6. Diskussion 17
6.1. Kopfkapsel 17
6.2. Kopfanhänge 20
6.3. Nahrungskanal 21
7. Literatur 21

1. Einleitung

Die bisherigen Arbeiten über die Morphologie der geadephagen Käferlarven beschränkten sich weitgehend auf die Betrachtung des Skelets (Kirchner 1927, Delkeskamp 1930, Crampton 1921) oder berücksichtigten die Muskulatur nur in funktionellen (Spence & Sutcliffe 1982) oder anatomisch vergleichenden Teilaspekten (Anderson 1936, Das 1937, Dorsey 1943). Die Bearbeitung des Larvenkopfes von *Pterostichus nigrita* (Paykull 1790) soll deshalb einen zusammenhängenden Überblick über die morphologischen und anatomischen Verhältnisse eines geadephagen Larvenkopfes geben. Die Ergebnisse werden anschließend mit den Verhältnissen bei Neuropterenlarven, anderen

Carabidenlarven und Hydradephagenlarven verglichen und einzelne Merkmale phylogenetisch bewertet.

Angeregt und betreut wurde diese Arbeit von Herrn Dr. G. MICKOLEIT (Tübingen), dem ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen möchte.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Material

Die verwendeten Exemplare von *Pterostichus*-Larven sind die Nachkommen von Käfern, die ich im Juli 1982 am Birkensee im Schönbuch (Baden-Württemberg) gefangen habe. Die Hälterung der Adulten und die Aufzucht der Larven erfolgte nach Methoden, wie sie von THIELE (1961, 1968a, 1968b) und FERENZ (1973) beschrieben wurden.

2.2. Methoden

Für Serienschnitte wurden die Tiere unmittelbar nach Erreichen des dritten Larvenstadiums in erwärmter Bouin'scher-Lösung modifiziert nach Duboscq-Brasil abgetötet. Nach vierundzwanzigstündiger Fixierung wurden sie bis zur weiteren Bearbeitung in 80%igen Alkohol überführt. Eingebettet habe ich in Paraplast plus 60°. Mit einem Serienschnittmikrotom nach Minot habe ich Horizontal- und Querschnittserien von 7μm hergestellt, mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt und in Malinol eingebettet.

Die Tiere für die Handpräparation tötete ich erst einige Tage nach Erreichen des dritten Larvenstadiums ab und bewahrte sie in Alkohol auf. Nachdem die Larvenköpfe ungefähr 10 Stunden in Diaphanol erweicht wurden, habe ich sie sagittal halbiert und in Anilinblau-OrangeG gefärbt. Auf eine vorherige Gerbung habe ich verzichtet, weil dadurch die Muskeln spröde werden und sich nicht mehr beliebig präparieren lassen. Nach 7—10tägiger Differenzierung in 70%igem Alkohol ergab diese Färbemethode ein übersichtliches Bild der inneren Morphologie.

Zur Betrachtung des Tentorium habe ich ganze Köpfe für ca. 3 Minuten in kochendem Diäthylentriamin mazeriert und in Glycerin mikroskopiert.

Die detaillierte Betrachtung der äußeren Morphologie wurde von mir am Rasterelektronenmikroskop durchgeführt. Hierfür nahm ich luftgetrocknete Exuvien des dritten Larvenstadiums.

Zum Vergleich zog ich noch Larven von *Nebria*, *Carabus*, *Omophron* und *Loricera* hinzu. Leider waren diese alle schlecht fixiert, so daß sich meine Betrachtung auf die äußere Morphologie beschränken mußte.

Die Nomenklatur der Muskeln ist aus VON KÉLER (1963) entnommen.

2.3. Abkürzungsverzeichnis

Abds	Abduktorsehne der Mandibel	*CsMndgl*	Condylus des sekundären Mandibelgelenks
Adds	Adduktorsehne der Mandibel	*dTA*	dorsaler Tentorialarm
AdPon	Apodem der Postoccipitalnaht	*Ecl*	Epicranialleiste
An	Adnasale	*Eph*	Epipharynx
Ant	Antenne	*Fg*	Frontalganglion
Antsk	Antennalsklerit	*Fr*	Frons
Au	Auge	*Frn*	Frontalnaht
Cd	Cardo	*Ga*	Galea
Cib	Cibarium	*gHdM*	gefranste Haare des Mentum
Cl	Clypeus	*Gn*	Gena
ClFrN	Clypeofrontalnaht	*Hal*	Hinteraugenleiste
Clvr	Clypeusvorderrand	*hEl*	hintere Epipharynxquerleiste
Cr	Coronalnaht		

Hb	Halshaut	*Pm*	Prämentum
Hl	Hinterhauptsloch	*pMndgl*	primäres Mandibelgelenk
HM	Haltemuskeln des Pharynx	*Pn*	Penicillus
hTA	hinterer Tentorialarm	*Po*	Postocciput
hTG	hintere Tentorialgrube	*Poh*	Präoralhöhle
Lc	Lacinia	*Pon*	Postoccipitalnaht
Lg	Ligula	*Rt*	Retinaculum
Lpl	Palpus labialis	*Sch*	Schneidekante der Mandibel
M1—17	Kopfmuskel	*St*	Stipes
Max	Maxille	*Ste*	Stemmata
Md	Mandibel	*Tb*	Tentorialbrücke
Mt	Mentum	*Tr*	Trachee
Mxpl	Palpus maxillaris	*Uschg*	Unterschlundganglion
Na	Nasale	*vEl*	vordere Epipharynxquerleiste
Oc	Occiput	*Vert*	Vertex
Oschg	Oberschlundganglion	*vHn*	ventrale Häutungsnaht
PGn	Postgena	*vTA*	vorderer Tentorialarm
Ph	Pharynx	*vTG*	vordere Tentorialgrube

3. Kopfkapsel

3.1. Übersicht und Konstruktion (Abb. 1, 2, 3, 14, 15)

In der Aufsicht ist der Umriß des prognathen Larvenkopfes von *Pterostichus nigrita* quadratisch. Die Begriffe dorsal, ventral, horizontal, vertikal werden im Folgenden auf diese Stellung des Kopfes bezogen. Das Hinterhauptsloch (Hl, Abb. 1) ist rundlich bis quadratisch und wird von der stark nach innen vorgezogenen Postoccipitalleiste (AdPon, Abb. 1, 2, 3) begrenzt. Es steigt von caudoventral nach craniodorsal in einem Winkel von ca. 25° an. Auf der Oberseite des Kopfes begrenzen die Frontalnähte (Frn) einen Bereich, den ich in Anlehnung an Evans (1961) als Frontoclypeus bezeichne. Die Coronalnaht (Cr) erstreckt sich von der Gabelung der Frontalnähte medial bis zum Kopfhinterrand. Im vorderen Bereich des Kopfes enden die Frontalnähte bei den vorderen Tentorialgruben (vTG), wo sie noch einmal stark nach innen umbiegen und dann schnell auslaufen. Die Begrenzung des Labrum kann auf Grund fehlender Clypeolabralnaht und Labralmuskeln nicht ausgemacht werden. Die Antennenbasen sind weit nach vorne gerückt und sitzen seitlich der vorderen Tentorialgruben in dorsolateraler Nachbarschaft der sekundären Mandibelgelenke.

Die Augen befinden sich dicht hinter den Antennenbasen an der lateralen Kopfkapsel. Sie bestehen aus je 6 Stemmata (St, Abb. 3), die in zwei vertikalen Reihen hintereinander angeordnet sind. Eine kurze Leiste (Hal, Abb. 1, 3) beginnt oberhalb der hinteren Stemmata-Reihe. Sie krümmt sich um diese caudal herum und endet unterhalb des unteren Stemmata-Paares. Eine weitere auffallende Leiste (Ecl, Abb. 1—3) entspringt lateral im hinteren Drittel der dorsalen Kopfkapsel. Zweidrittel der Kopfkapsel werden von ihr in einem leicht S-förmigen Bogen durchzogen. Die Leiste knickt dann in einem Winkel von 90° rostrad ab und läuft auf das primäre Mandibel-Gelenk (pMndgl) zu. Sie erreicht dieses jedoch nicht, sondern endet bereits unterhalb der vorderen Stemmata-Reihe des Auges (Abb. 3). An ihrer Knickstelle zweigt eine weitere kurze Leiste caudal ab, die kurz vor dem Kopfhinterrand ausläuft.

Die Postoccipitalnaht (Pon) trennt vom Hinterrand der Kopfkapsel einen schmalen Saum, das Postocciput (Po, Abb. 1, 2, 14), ab. Auf der Ventralseite der Kopfkapsel nähern

sich die Äste der Postoccipitalnaht (Pon) einander und knicken rechtwinklig nach rostral ab. Der Raum zwischen den beiden ventralen Postoccipitalarmen ist stark eingeengt und als wenig sklerotisierte Linie (vHn, Abb. 2) bis zum medialen Vorderende der ventralen Kopfkapsel zu erkennen.

Eine Gula ist bei *Pterostichus nigrita* nicht auszumachen.

Das von der Postoccipitalnaht gebildete, großflächige Apodem (AdPon, Abb. 1, 2, 3) umschließt das Hinterhauptsloch und bildet zusätzlich eine Ansatzstelle für den Mandibeladduktor.

Die hinteren Tentorialgruben (hTG) sind zur Mitte hin zusammengerückt. Sie liegen auf der Grenze zwischen dem vorderen und mittleren Drittel der ventralen Kopfkapsel (Abb. 2).

Der Vorderrand der dorsalen Kopfkapsel (Clvr, An, Na) bildet in seinem Mittelstück (Na) eine Reihe kleiner, meißelförmiger Zähnchen aus, die abwechselnd nach schräg oben und schräg unten zeigen (Abb. 15). An den Vorderecken dieses auch als Nasale (Na, Abb. 1) (Kirchner 1927, Delkeskamp 1930) bezeichneten Mittelstücks stehen je zwei kleine Sinnesstifte (Pfeile in Abb. 16). Diese lassen sich nur in Richtung ihrer Längsachse bewegen. Bei der Larve von *Nebria* sollen sie eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielen (Spence & Sutcliffe 1982). Dem leicht konkaven Nasale schließt sich seitwärts ein etwas nach hinten gerichteter, mit zwei größeren und einigen kleineren kegelförmigen Zähnchen besetzter zweiter Abschnitt an. Darauf folgt ein noch stärker nach hinten gerichteter, glatter Teil des dorsalen Kopfkapselvorderrandes, der bis zu den vorderen Tentorialgruben (vTG, Abb. 1) reicht. Der zweite Abschnitt dieses Vorderrandes oder auch Adnasale (An) und die gesamte Kopfkapsel sind mit einer Anzal charakteristischer Borsten besetzt (Abb. 1, 2, 16).

3.2. Tentorium

Aus den nach medial verschobenen hinteren Tentorialgruben (hTG) steigt das Tentorium zunächst senkrecht auf, biegt dann stark nach lateral ab und nimmt nach einem kurzen Stück einen dorsolateralen Verlauf (Abb. 4, 7, 8). Zu Beginn des letztgenannten Abschnitts kommt es zur Ausbildung einer Tentorialbrücke (Tb) zwischen den Tentorialarmen der linken und rechten Kopfkapselhälfte. Die Tentorialbrücke ist bei der Larve von *Pt. nigrita* schwach ausgebildet und beschreibt einen nach caudal gerichteten Halbkreis (Abb. 8). Kurz nach dieser Brückenbildung spaltet sich vom vorderen Tentorialarm (vTA) der dorsale Tentorialarm (dTA) ab. Dieser verläuft senkrecht, ist leicht nach caudal gekrümmt und endet an der dorsalen Kopfkapsel (Abb. 7). Seine Form ist blattartig breit mit craniocaudaler Ausdehnung (Abb. 8). Die vorderen Tentorialarme (vTA) biegen an der Abzweigung der dorsalen Tentorialarme stark nach vorne ab und verwachsen nach kurzem Verlauf mit der dorsalen Kopfkapsel. Von dieser „Verwachsungsstelle" an liegen die vorderen Tentorialarme bis zu den vorderen Tentorialgruben (vTG) der Kopfkapsel als innere Leiste an (Abb. 11). Unmittelbar vor den vorderen Tentorialgruben liegen die sekundären Mandibelgelenke (sMndgl). Ohne sichtbaren Übergang zweigt das Antennalsklerit (Antsk) seitlich von den vorderen Tentorialarmen ab (Abb. 8). Es verläuft ventral der Antennenbasis und endet an der lateralen Kopfkapsel. Der Querschnitt des Tentorium ist im Bereich der hinteren Tentorialarme rund, in seinem Mittelstück ist er dreieckig und die dorsalen Tentorialarme sind blattartig ausgedünnt.

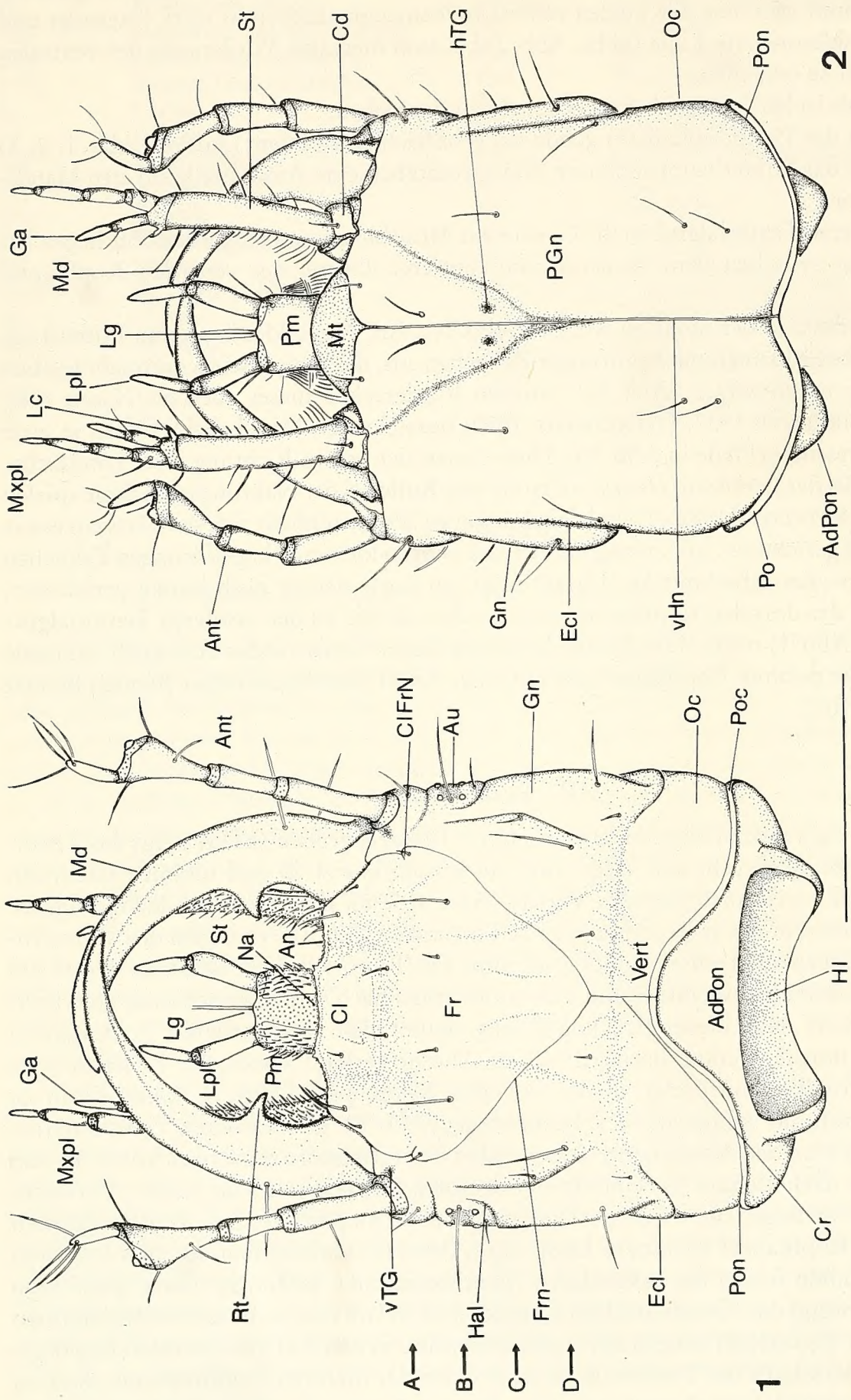
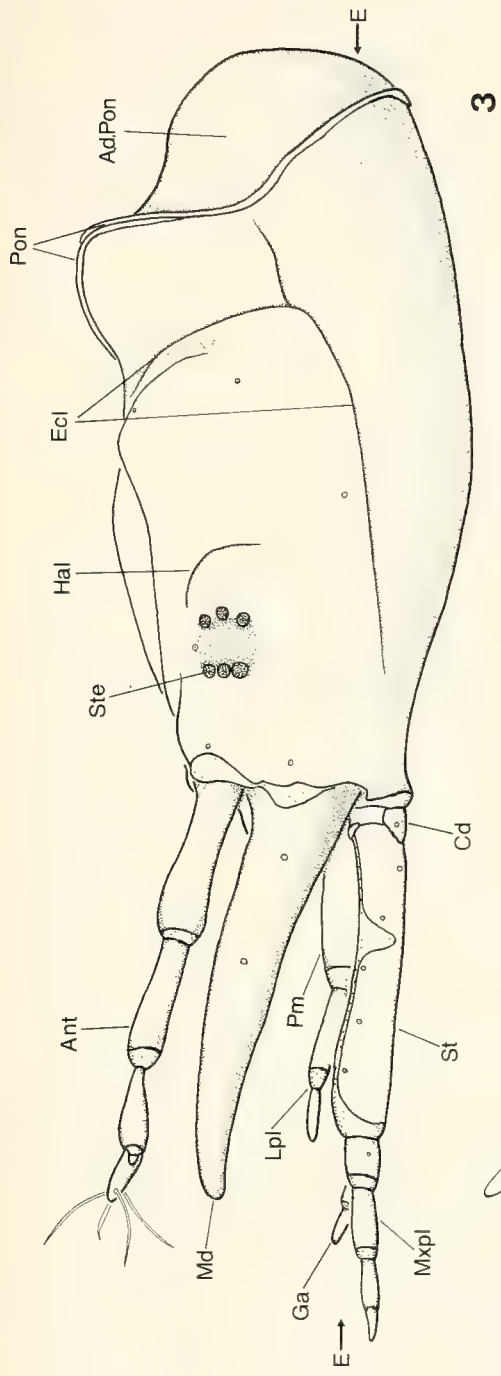


Abb. 1—2. Kopfkapsel von *Pterostichus nigrita*. — 1. Dorsalseite. (Die Markierungen *A—D* geben die Lage der Querschnitte in Abb. 10—13 an.) — 2. Ventralseite. — Maßstab: 1,0 mm.



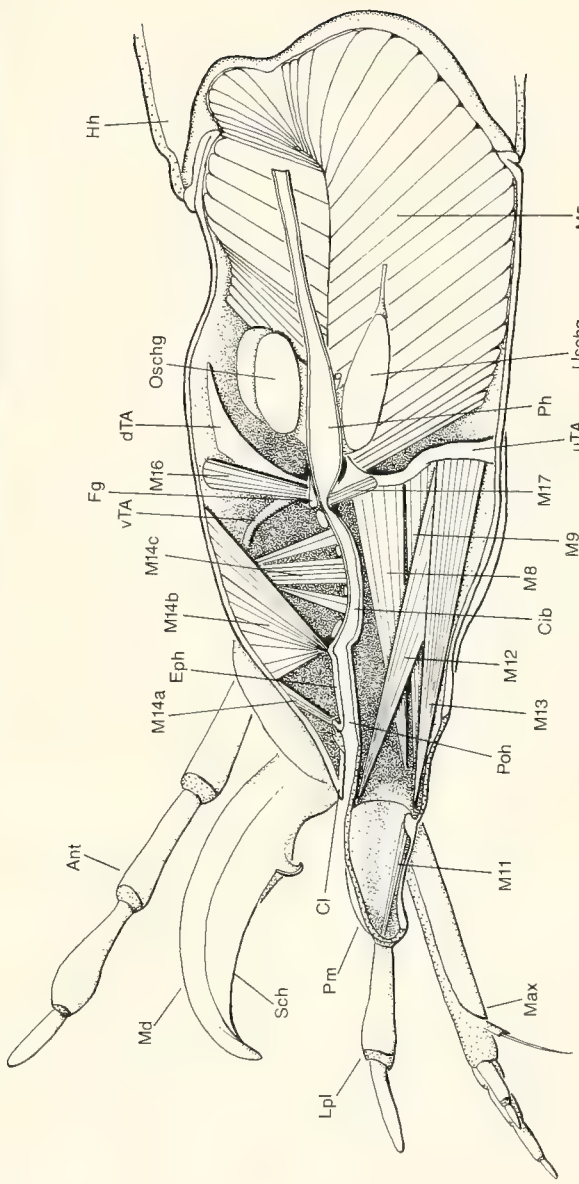


Abb. 3—4. Kopfkapsel von *Pterostichus nigrita*. — 3. Lateralansicht von außen; Borsten nur als Punkte dargestellt. (Die Markierung *EE* bezeichnet die Lage des Horizontalschnittes in Abb. 14.) — 4. Innenansicht der rechten Kopfkapselhälfte (Kompressoren des Cibarium nicht beschriftet), Pharynx im hinteren Teil abgeschnitten. — Maßstab: 1,0 mm.

4. Kopfanhänge und ihre Muskulatur

4.1. Antenne (Abb. 1, 8)

4.1.1. Allgemeines

Die Antennen (Ant) inserieren an den äußeren Ecken des Vorderrandes der dorsalen Kopfkapsel, direkt neben den vorderen Tentorialgruben und dem sekundären Mandibelgelenk. Sie sind viergliedrig. Das erste Glied ist das längste und setzt ohne Gelenk in einer Membran beweglich an der Kopfkapsel an. Das 3. Antennenglied ist distal verbreitert und „gespalten". Auf seinem kürzeren seitlichen Ast trägt es einen Sinneshöcker, auf dem längeren Ast sitzt das 4. Antennenglied (Abb. 1). 3. und 4. Glied tragen in ihrer Länge und Anordnung charakteristische Borsten.

4.1.2. Muskulatur

Drei Muskeln bewegen die Antenne. Sie setzen am basalen Rand des ersten Antennengliedes an und kommen vom dorsalen Tentorialarm und der dorsalen Kopfkapsel.

M 1; M. tentorioscapalis posterior (Abb. 9—12):
Retraktor der Antenne. Er entspringt am basalen Teil des dorsalen Tentorialarms und inseriert nach konvergentfasrigem Verlauf am hinteren äußeren Basalrand des Grundgliedes.

M 2; M. tentorioscapalis anterior (Abb. 9—13):
Protraktor der Antenne. Er hat seinen Ursprung an der Ansatzstelle des dorsalen Tentorialarmes an der Kopfkapsel und verläuft ebenfalls konvergentfasrig über M1 zum vorderen inneren Basalrand des ersten Antennengliedes.

M 3; M. tentorioscapalis medialis (Abb. 9—12):
Levator der Antenne. Er hat seinen Ursprung dorsal von M2 an der Kopfkapsel und verläuft über M1 und M2 zur Antennenbasis, wo er dorsal von M2 inseriert.

4.2. Mandibel (Abb. 1, 4, 6)

4.2.1. Allgemeines

Die dicondyle Mandibel (Md) ist von schlanker, sichelförmiger Gestalt. Im basalen Abschnitt ist ihr Querschnitt elliptisch und an der Spitze rund. Das Retinaculum (Rt, Abb. 1) spaltet sich im proximalen Drittel der Mandibel als leicht gekrümmter, nach innen gerichteter spitzer Fortsatz ab. Seine Länge entspricht etwa dem halben Mandibeldurchmesser an dieser Stelle. Vom Retinaculum bis fast zur Spitze der Mandibel verläuft auf der Innenseite eine Kante (Sch, Abb. 4) in ⅓ der Mandibelhöhe. Da die Mandibel in einer schräg nach oben gerichteten Haltung an der Kopfkapsel eingelenkt ist (Abb. 4), schert diese Kante beim Schließen der Mandibeln gegen das Nasale (Na). Basal vom Retinaculum befindet sich in einer kleinen Einbuchtung der Mandibel ein nach cranial gerichtetes Büschel von Haaren, der Penicillus (Pn, Abb. 6). Er wird vom Frontoclypeus überragt.

Die Mandibel gelenkt an der Kopfkapsel über ein dorsal und ein ventral gelegenes Kugelgelenk ein. Dabei wird das dorsale, das heißt das sekundäre Mandibelgelenk (sMndgl) von einer auf einem Fortsatz der Mandibel gelegenen Gelenkpfanne und einem madiad der Antennenbasis gelegenen Condylus der Kopfkapsel gebildet. Beim ventralen Gelenk, dem primären Mandibelgelenk (pMndgl), stellt die Mandibel den Condylus. Er

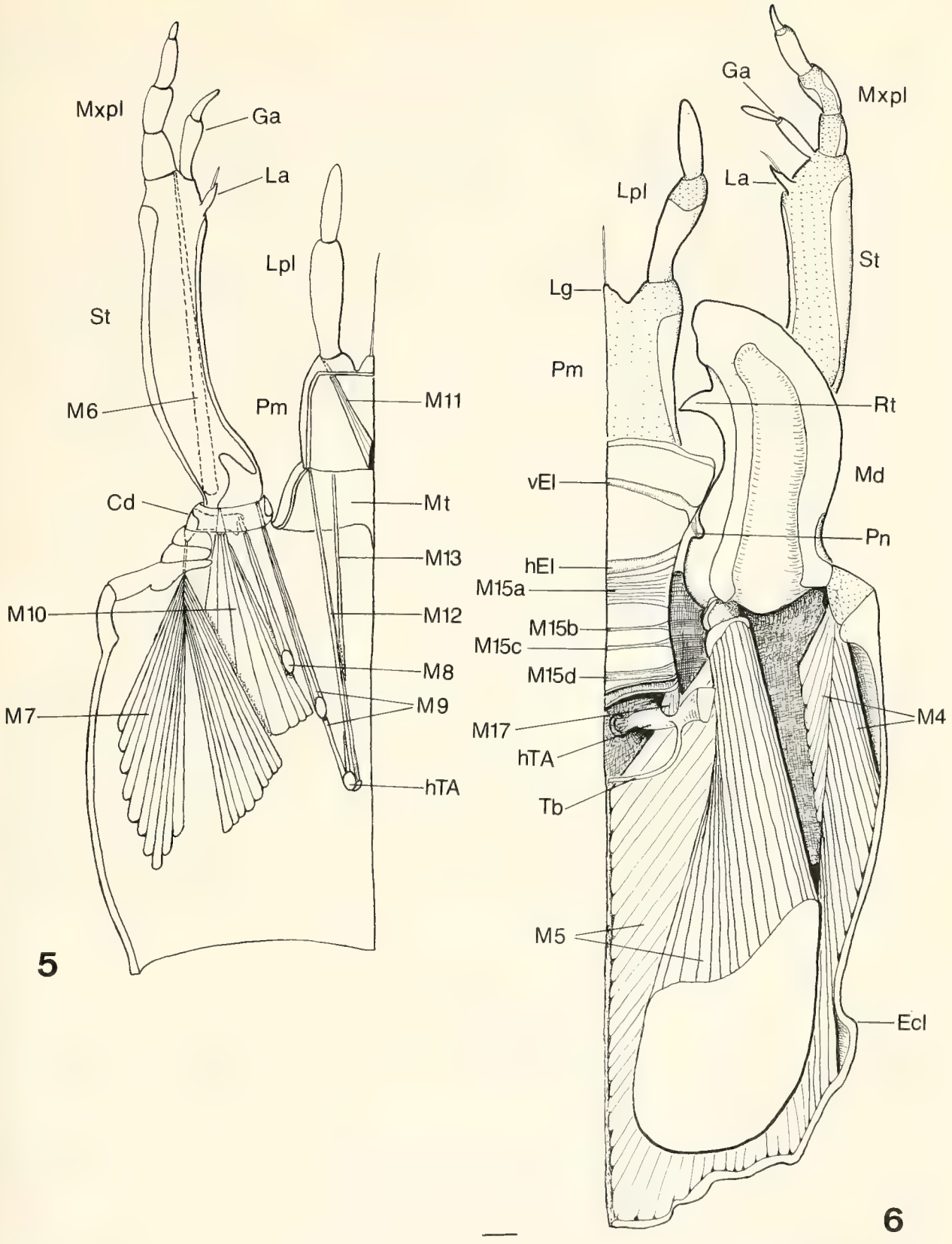


Abb. 5—6. Innenansicht der Kopfkapsel. — 5. Linke ventrale Hälfte von dorsal, Maxillar- und Labialmuskeln; — 6. Rechte Hälfte von dorsal, Cibariumdach und Epipharynx; Mandibelmuskeln. — Maßstab: 0,1 mm.

liegt ebenfalls auf einem Fortsatz. Der ventrale Kopfkapselvorderrand bildet die Gelenkpfanne. Die durch diese beide Gelenke erzeugte Drehachse erlaubt der Mandibel nur eine Bewegung in einer Ebene.

4.2.2. Muskulatur

Zwei Muskeln, die jeweils mit großen Sehnen am inneren und äußeren Basalrand der Mandibel ansetzen, bewegen die Mandibel.

M 4; M. craniomandibularis externus (Abb. 6, 10—14):
Abduktor der Mandibel. Er entspringt an der lateralen und ventrolateralen Kopfkapsel und inseriert über eine lange Sehne (Abds) am lateralen Basalrand der Mandibel.

M 5; M. craniomandibularis internus (Abb. 4, 6, 10—14):
Adduktor der Mandibel und größter Muskel im Larvenkopf. Seine flache, fast bis zum Kopfhinterrand reichende Sehne (Adds) inseriert am inneren Basalrand der Mandibel. Ihr vorderster, muskelansatzfreier Teil beschreibt eine Drehung von 90° um seine Querachse. Der Muskel ist in zwei Portionen unterteilt. Die größere nimmt die hinteren zweidrittel der ventralen Kopfkapsel ein und die untere Fläche der Sehne. Die zweite Portion entspringt an der dorsalen und lateralen Kopfkapsel hinter der Epicranialleiste (Ecl) und in einem kleinen Gebiet dorsocranial von der Epicranialleiste. Sie inseriert an der oberen Fläche der Sehne. Die dorsale und ventrale Portion des M. craniomandibularis internus gehen auf dem Postoccipitalapodem (ApPon) und der lateralen Kopfkapsel ineinander über.

4.3. Maxille

4.3.1. Allgemeines

Die Maxille (Max) ist gerade nach vorne gerichtet. Sie ist in auffallende Sklerite unterteilt. Das basale Sklerit, der Cardo (Cd), gelenkt über einen Condylus an der Kopfkapsel ein (Abb. 2). Der Cardo ist ringförmig und dorsal membranös ausgebildet (Abb. 5). Auch ventral sind die sklerotisierten Spangen durch einen Spalt getrennt (Abb. 2). Die laterale Spange trägt den Condylus. Der stabförmige Stipes (St) ist dorsal ebenfalls membranös und mit zahlreichen Borsten besetzt. Drei Anhänge sitzen am distalen Ende der Maxille. Dies sind von innen nach außen: Die kleine, mit einer langen Borste besetzte Lacinia (Lc), die zweigliedrige Galea (Ga) und der viergliedrige Palpus maxillaris (Mxpl) (Abb. 2, 5).

4.3.2. Muskulatur

M 6; M. stipitopalpis internus (Abb. 5, 14):
Führt vom ventrobasalen Rand des Stipes zum inneren Basalrand des ersten Palpengliedes und schwenkt den Maxillartaster nach innen.

M 7; M. craniocardinalis externus (Abb. 5, 10—13):
Der Cardoabduktor entspringt an der ventralen Kopfkapsel. Er ist fächerförmig und inseriert auf einem stabförmigen, nach caudal zeigenden Fortsatz des Cardo (Cd, Abb. 5).

M 8; M. tentoriocardinalis (Abb. 4, 5, 10, 11, 14):
Der Cardoadduktor zieht konvergentfasrig vom mittleren Teil des Tentorium zum ventralen mittleren Teil des Cardo und inseriert vor dem Condylus der lateralen Skleritspange.

M 9; M. tentoriostipitalis, pars 1 (Abb. 4, 5, 9—11):
Beginnt unterhalb des M8 am Tentorium und verläuft paralell zu dem vorhergehenden Muskel zum medialen Basalrand des Stipes (Abb. 5).

M 10; M. tentoriostipitalis, pars 2 (Abb. 5, 10–12):
Entspringt zwischen den hinteren Tentorialgruben (hTG) und dem M7. Er ist fächerfömig und inseriert am Hinterrand eines von der medialen Seitenwand nach dorsal eingeschobenen sklerotisierten Bereichs der Stipesbasis (Abb. 5).

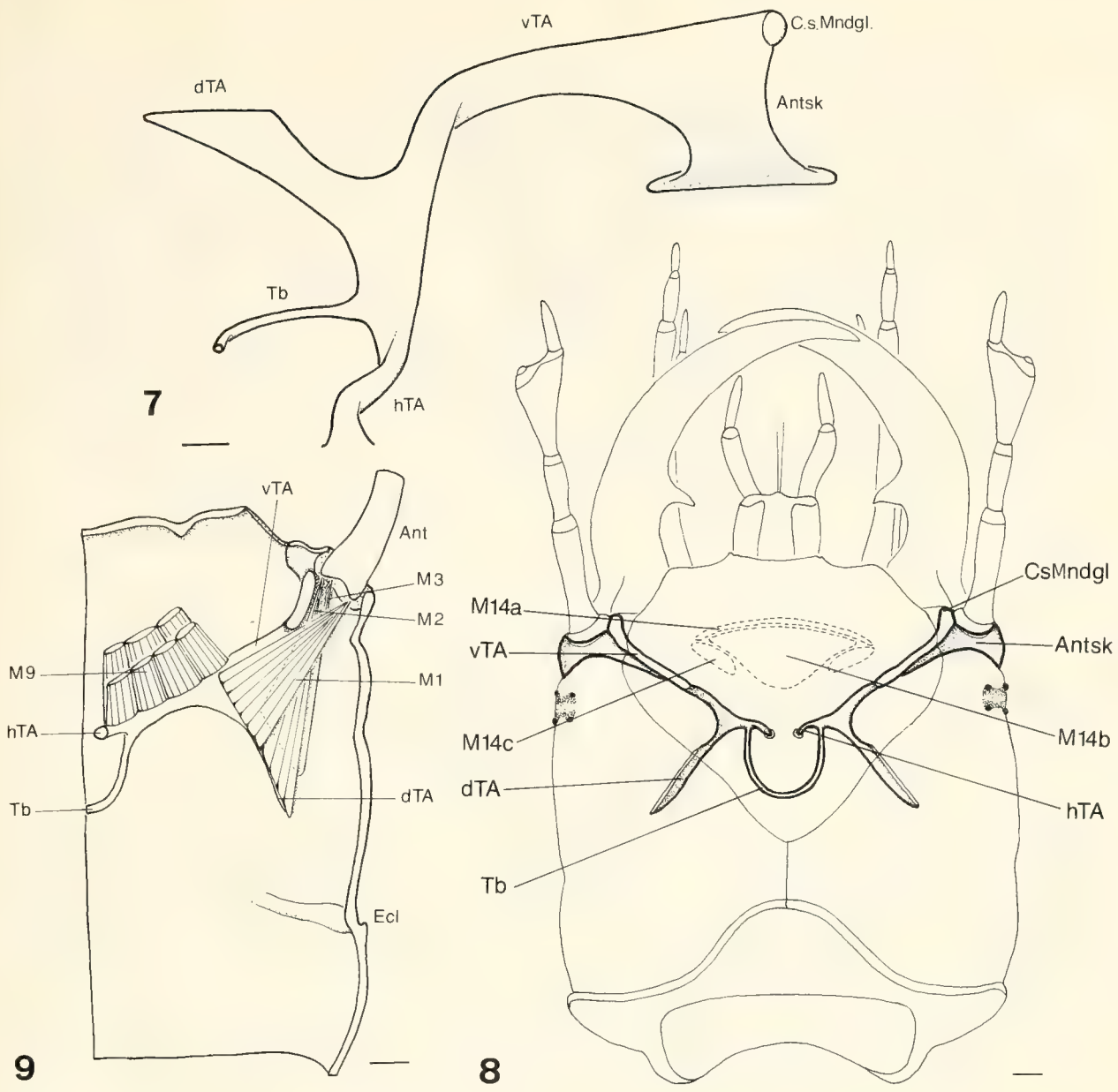


Abb. 7—8. Tentorium. — 7. Medianansicht, — 8. Dorsalansicht, Ansatzstellen der dorsalen Dilatatoren der Praeoralhöhle gestrichelt.

Abb. 9. Innenansicht der rechten dorsalen Kopfkapselhälfte von ventral; Antennen- und Maxillenmuskeln. — Maßstab: 0,1 mm.

4.4. Labium (Abb. 1, 2, 4, 5, 11, 13, 14)

4.4.1. Allgemeines

Das Labium besteht aus dem membranösen Mentum (Mt) und dem zum größten Teil sklerotisierten Praementum (Pm). Distal inserieren am Praementum die zweigliedrigen Labialpalpen (Lpl). Dazwischen befindet sich ein hügeliger Vorsprung, die Ligula (Lg). Sie trägt zwei lange, dicht beisammen stehende Borsten. Das Prämentum ist im distalen und mediodorsalen Bereich membranös (Abb. 1). Auf seinen dorsalen Skleriten finden sich zahlreiche nach vorne und nach außen gerichtete Borsten. Das membranöse Mentum geht ventrocaudal in die Postgenae (PGn) über. Ein Submentum konnte nicht ausgemacht werden. Das Dach des Mentum bildet den Boden der Praeoralhöhle (Poh). Es hat wie die

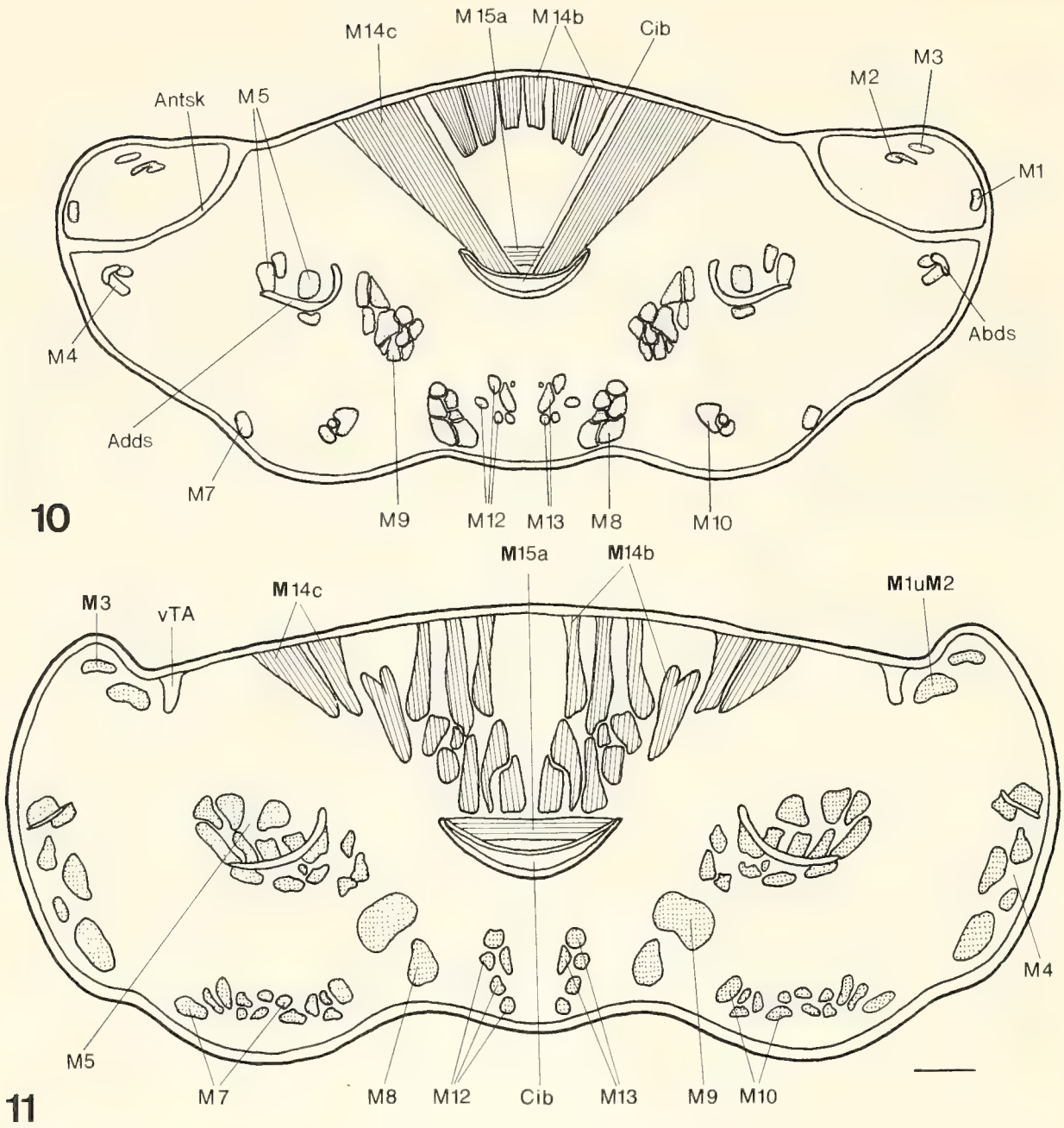


Abb. 10—11. Querschnitte durch die Kopfkapsel. — 10. Querschnitt-Ebene A (siehe Abb. 1), — 11. Ebene B. — Maßstab: 0,1 mm.

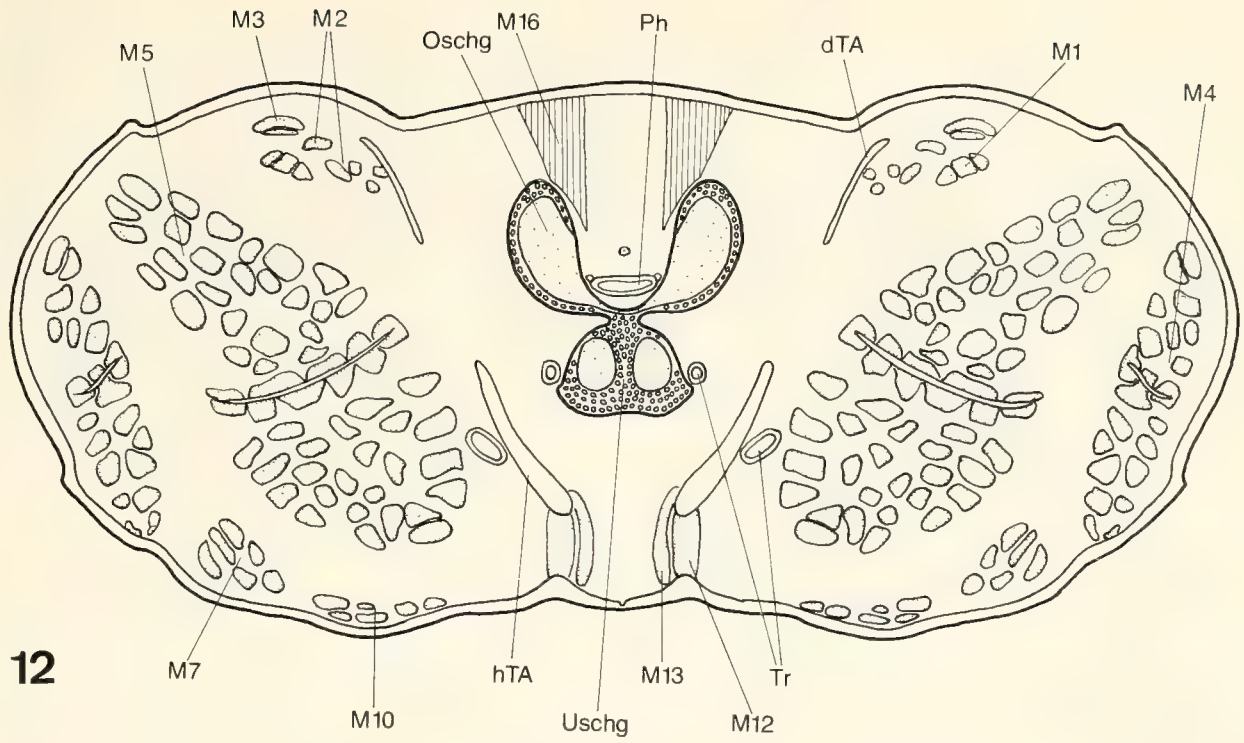
Seitenwände des Mentum lange gefranste Haare (gHdM), die nach vorne gerichtet sind (Abb. 15).

4.4.2. Muskulatur

M 11; M. praemontopalpalis internus (Abb. 4, 5, 14):
Der Abduktor des Palpus entspringt von den Seitenwänden einer medioventralen Erhebung im Basalteil des Praementum und setzt lateral am basalen Rand des ersten Palpengliedes an.

Zwei Muskeln, die beide vom hinteren Tentorialarm ausgehen, dienen der Retraktion des Praementum.

M 12; M. tentoriopraementalis superior (Abb. 4, 5, 10—12, 14):
Der dorsale Retraktor des Praementum setzt dorsolateral am Basalrand des Praementum an.



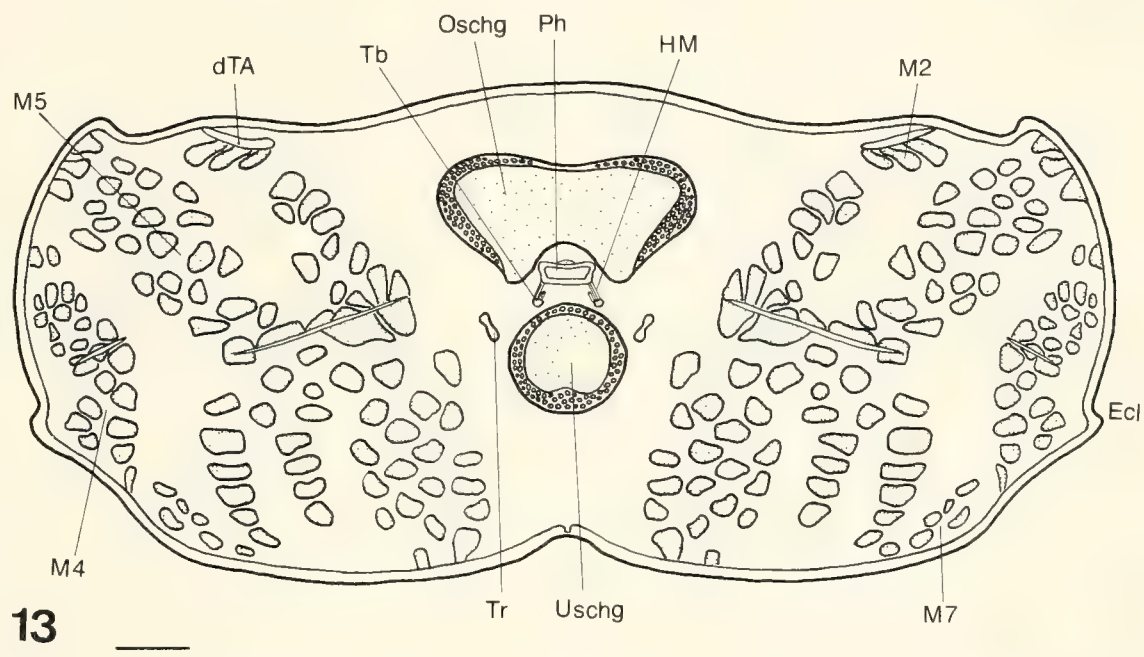


Abb. 12—13. Querschnitte. — 12. Ebene C (siehe Abb. 1), — 13. Ebene D. — Maßstab: 0,1 mm.

M 13; M. tentoriopraementalis inferior (Abb. 4, 5, 10—12, 14):
Der ventrale Retraktor des Praementum setzt paramedian am praementalen Basalrand an.

5. Äußerer Nahrungskanal, seine Muskulatur und Funktion
(Abb. 4, 6, 9—15)

5.1. Allgemeines

Der äußere Nahrungskanal, die Praeoralhöhle (Poh), differenziert sich caudal zu einer Cibarialpumpe (Cib, Abb. 4). Diese reicht bis zur anatomischen Mundöffnung, die unter dem Frontalganglion (Fg) liegt. Daran schließt sich ein mit schwacher Ring- und Längsmuskulatur versehener Pharynx an, der ohne sichtbaren Übergang in den Oesophagus

überleitet. Das Dach der Praeoralhöhle (Poh) wird vom Epipharynx (Eph) gebildet, der größtenteils membranös ist. Auf seiner dem Kopflumen zugewandten Seite erhebt sich hinten am Übergang zum Cibarium und vorne nahe dem distalen Ende je eine Querleiste (vEl, hEl, Abb. 6). Zwischen diesen Leisten ist der Epipharynx plattenartig, genauso wie der Boden der Praeoralhöhle, der vom Labium und dem damit verschmolzenen Hypopharynx gebildet wird. Der Boden ist nur im proximalen Bereich sklerotisiert. Das Cibarium wird ventral und lateral vom Dach des Labiumhypopharynx umschlossen und von seinen Skleriten (Suspensorialarme) gestützt. Sein Dach ist der schwachsklerotisierte hintere Teil des Epipharynx. Die Mundöffnung ist horizontral schlitzförmig sowie ventral und dorsal mit je einer Querleiste versehen.

5.2. Muskulatur

Am Dach des äußeren Nahrungskanals inserieren drei dorsale Dilatatoren, die ihren Ursprung am Clypeus haben (Abb. 8).

M 14a; M. clypeoepipharyngealis, pars 1 (Abb. 4):
Zieht zur vorderen Epipharynxquerleiste.

M 14b; M. clypeoepipharyngealis, pars 2 (Abb. 4, 10, 11):
Inseriert auf der hinteren Epipharynxquerleiste.

M 14c; M. clypeoepipharyngealis, pars 3 (Abb. 4, 10, 11):
Setzt großflächig auf dem Cibariumdach an.

Vier Kompressoren spannen sich zwischen den Oralarmen des Hypopharynxsuspensorium über das Dach des Cibarium.

M 15a—d; Kompressoren des Praepharynx, partes 1—4 (Abb. 6, 10, 11):
Die beiden Kompressoren am vorderen und hinteren (Mundöffnung) Ende des Cibarium sind die kräftigeren.

Ebenfalls an den Suspensorialarmen setzen direkt an der Mundöffnung zwei paarige Muskeln an.

M 16; M. frontohypopharyngealis (= rao, Snodgrass 1935) (Abb. 4, 6):
Ein spindelförmiger Muskel, der an der Frons enstpringt.

M 17; M. tentoriohypopharyngealis (Abb. 4, 6):
Ein parallelfasriger Muskel, der direkt unterhalb der Tentorialbrücke am hinteren Tentorialarm entspringt.

Acht winzige Muskelfasern (HM, Abb. 13) ziehen von der Tentorialbrücke (Tb) zu je vieren lateroventral an den Pharynx (Ph). Sie fixieren den Pharynx über der Tentorialbrükke zwischen den Schlundkonnektiven.

5.3. Funktion

Die Larve von *Pterostichus nigrita* nimmt wie die meisten adephagen Käferlarven nur gelöste Nahrung auf. Dazu muß sie ihr Mitteldarmsekret auf oder in die Beute bringen. Es wäre vorstellbar, daß diesem Zweck ebenso wie auch dem Aufsaugen der Nahrung die Cibarialpumpe dient. Durch den breit ansetzenden M14c wird das Dach des Cibarium angehoben. Der dabei entstehende Sog füllt das Cibarium. Durch Kontraktion der Kompressoren (M15a—d) und durch die Eigenelastizität des Daches wird das Cibarium wieder entleert.

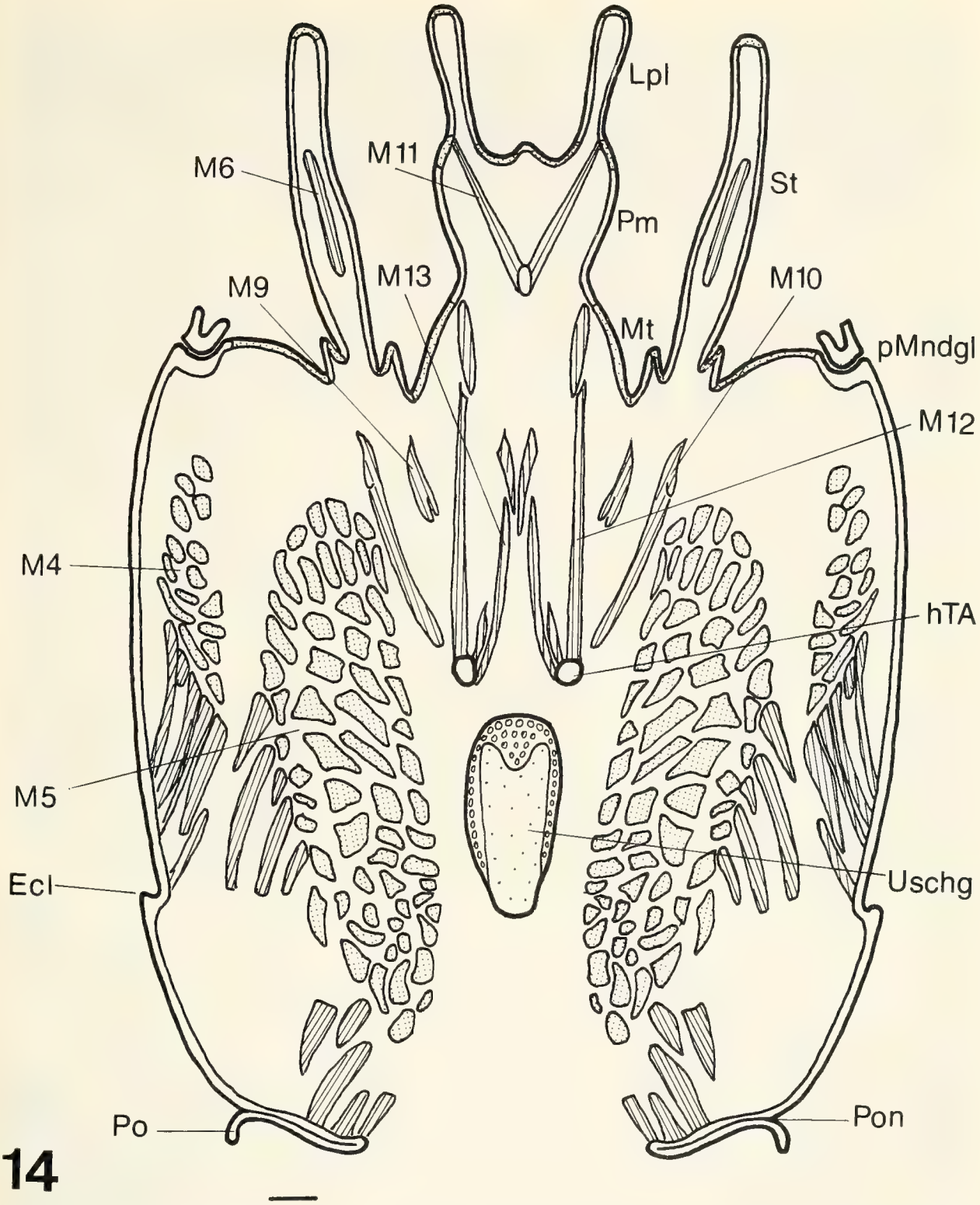


Abb. 14. Horizontalschnitt durch die Kopfkapsel von *Pterostichus nigrita*; Schnittebene EE (siehe Abb. 3). — Maßstab: 0,1 mm.

Der M17 öffnet den Eingang zum Pharynx (Mund). Dabei zieht er die Suspensorialarme nach unten und strafft gleichzeitig das Dach an der Mundöffnung. Durch Kontraktion des M16 und M15d werden die Suspensorialarme nach oben gezogen, das Cibariumdach wird eingedellt und so der Eingang zum Pharynx verschlossen.

Boden und Dach der distalen Praeoralhöhle werden durch ihre Eigenelastizität aufeinander gepreßt. Gleichzeitig wird ein Querwulst des Bodens in eine passende Rinne des Daches eingelegt. Dadurch wird das Cibarium nach außen verschlossen. Durch Kontrak-

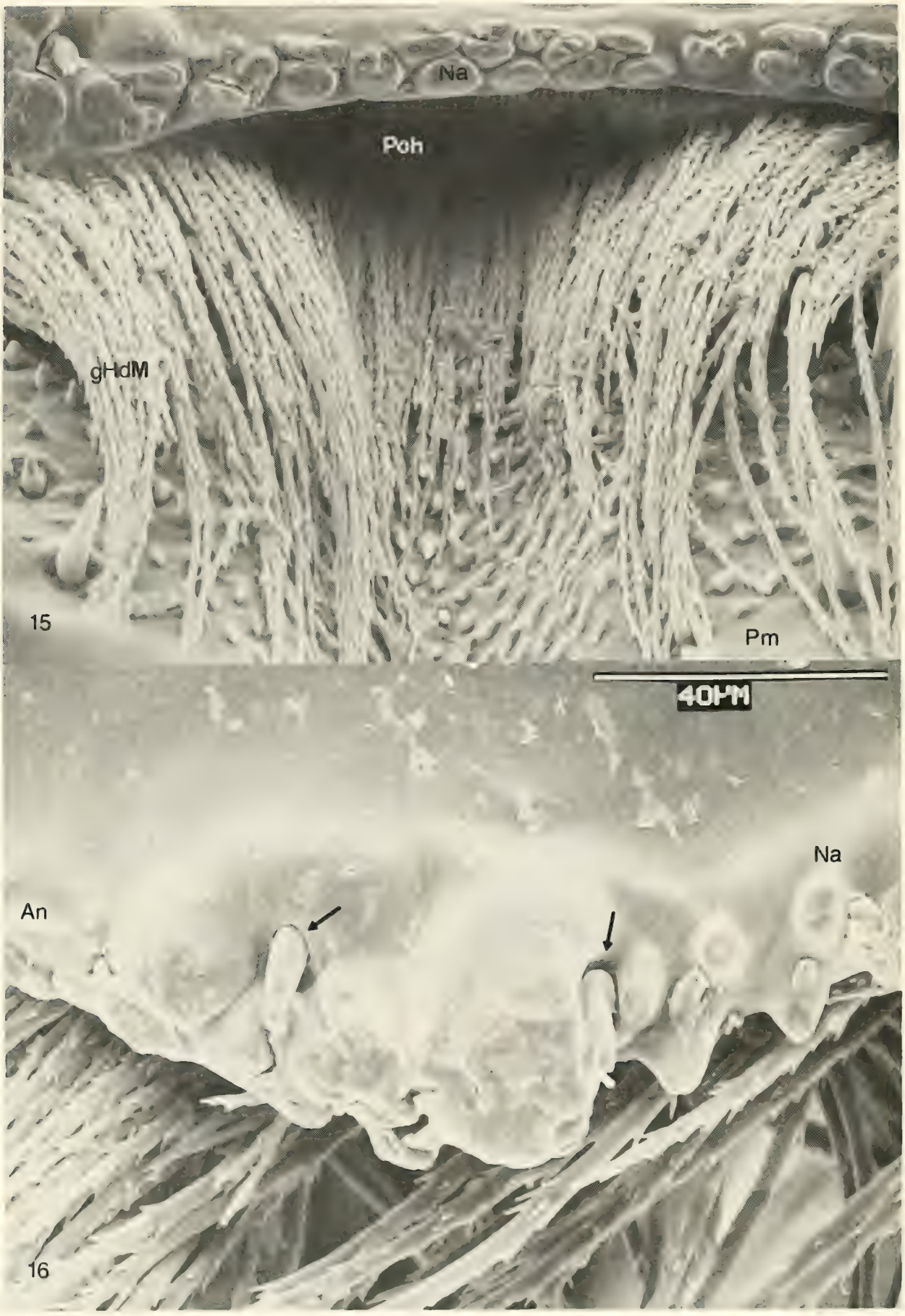


Abb. 15—16. REM-Aufnahmen der Kopfkapsel. — 15. Eingang zur Praeoralhöhle (Poh), Filterhaare des Mentum; — 16. Clypeusvorderrand (Ausschnitt), Sinnesstifte durch Pfeile gekennzeichnet.

tion des M15a wird diese Wirkung noch verstärkt. Zum Öffnen des Verschlusses dienen die beiden vorderen, auf Querleisten (vEl, hEl) des Epipharynx ansetzenden Dilatatoren M14a und M14b (Abb. 6).

Die Strömungsrichtung durch das Cibarium kann durch wahlweisen Verschluß der genannten Mechanismen bestimmt werden.

Zahlreiche kurze Börstchen am Dach der Praeoralhöhle, welche schräg nach vorne unten gerichtet sind, sieben und identifizieren die aufgenommene Nahrung. Die horizontal nach vorne gerichteten Haare auf dem Mentum (gHdM, Abb. 15) sind so beschaffen, daß sie sich zu einer Rinne zusammenlegen können, in der das Verdauungssekret gezielt auf die Beute gebracht werden kann. Aufgrund ihrer eigenartigen Verfransung (Abb. 15) können sie auch den Nahrungsstrom sieben, bevor er in die Praeoralhöhle eintritt.

6. **Diskussion** (Tab. 1)

Im folgenden sollen die Ergebnisse mit den vorliegenden Arbeiten über andere geadephagen Käferlarven und hydradephagen Larven und mit Larven der Schwestergruppe der Coleoptera, der Neuropteroidea, verglichen werden.

6.1. Kopfkapsel

Der prognathe Kopf mit seinem schräggestellten Hinterhauptsloch wird ventral von den Postgenae verschlossen. Die Gula und das Submentum sind bis auf eine schmale Naht reduziert (Häutungsnaht; HINTON in MATSUDA 1965). Dies zusammen mit den median zusammengerückten hinteren Tentorialgruben ist nach SNODGRASS (1935) kennzeichnend für die Carabidenlarven. Doch habe ich bei der Larve von *Loricera pilicornis* eine wohlausgebildete Gula gefunden. Dieser als ursprünglich anzusehende Zustand ist von *Corydalus* (Corydalidae; SNODGRASS 1935), *Raphidia* (Raphidiidae; DAS 1937) und *Haliplus* (Haliplidae; BEUTEL 1986) bekannt. Bei *Omophron* fand ich im Gegensatz zu *Pt. nigrita* und den aus der Literatur entnommenen Darstellungen anderer Carabidenlarven weit zum Kopfhinterrand gerückte hintere Tentorialgruben. Dieses Merkmal findet sich auch angedeutet bei *Haliplus* (BEUTEL 1986) und extrem bei *Noterus* (Noteridae; RUHNAU 1986) wieder.

Die dorsale Kopfkapsel von *Pt. nigrita* zeigt eine Anzahl von Leisten und Häutungsnähten, die unterschiedlich gedeutet werden (BITSCH 1966; COOK 1944; CRAMPTON 1921; DUPORTE 1946, 1957; EVANS 1961; MATSUDA 1965; SNODGRASS 1935, 1947, 1952; STRENGER 1952; WHITEHEAD 1932). Clypeus und Frons lassen sich durch den Ursprung der praepharyngealen Dilatatoren abgrenzen (EVANS 1961; MATSUDA 1965; SNODGRASS 1935). Für das Vorhandensein eines Labrum gibt es keine Anzeichen. Die Frontalnaht (Frn) bildet den Hinterrand der Clypeofrons. Durch eine kurze Leiste werden Clypeus und Frons unvollständig getrennt (Abb. 1). Diese Leiste entsteht aus der Verwachsung der vorderen Tentorialarme mit der dorsalen Kopfkapsel (vTA; Abb. 8). Funktionell stellt sie die Epistomalleiste dar (MATSUDA 1965; STRENGER 1952). Eine solchermaßen ausgebildete Leiste wird häufig angedeutet bei den Larven der Harpalini und Pterostichini (BÖVING & CRAIGHEAD 1931; BRANDMAYR et alii 1980; GARDENER 1938; THOMPSON & ALLEN 1974). Niemals jedoch bei Hydradephagen und ihren unter den Geadephagen mutmaßlichen nächstverwandten Gruppen (BAEHR 1979; BILS 1976; BURMEISTER 1976), wie zum Beispiel den Nebriini. Ungewöhnlich stark ausgebildet ist die Epistomalleiste bei *Sialis* (Sialidae; RÖBER 1942). Hier fehlen hingegen die vorderen Tentorialarme. Bei *Osmylus* (Osmylidae) stellt die Epistomalleiste nur ein kurzes Verbindungsstück zwischen der

Tabelle 1. Homologisierung der Kopfmuskulatur.

	Corydalus cornutus (Corydalidae) Kelsey (1954)	*Pterostichus nigrita* (Carabidae)	*Nebria brevicollis* (Carabidae) Spence & Sutcliffe (1982)	*Carabus* spec. (Carab.) Das (1937)	*Haliplus lineatocollis* (Haliplidae) Beutel (1986)	*Orectochilus villosus* (Gyrinidae) Noars (1956)	*Dytiscus marginalis* (Dytiscidae) Speyer (1922), DeMarzo (1979)	*Oryctes nasicornis* (Scarabaeidae) Crome (1957)	*Anthrenus fasciatus* (Dermestidae) Pradhan (1948)
Antenne									
M. tentorioscapalis ant.	+	+		+	+	+	+	+	+
M. tentorioscapalis post.	+	+		+	+	+	+	+	+
M. tentorioscapalis med.	+	+		+	+	+	+	+	–
M. tentorioscapalis lat.	+	–		–	–	–	–	+	–
M. scapopedicellaris lat.	+	–		–	–	–	–	+	–
M. scapopedicellaris med.	+	–		–	–	–	–	+	–
Labrum									
M. labroepipharyngealis	+	–	–	–	–	–	–	+	+
M. frontolabralis	+	–	–	–	–	–	–	–	–
M. frontoepipharyngealis	+	–	–	+	–	–	–	+	–
Mandibel									
M. craniomandibularis int.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. craniomandibularis ext.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Maxille									
M. craniocardinalis ext.	+	+		+	+	+	+	+	+
M. craniocardinalis int.	–	–		–	–	–	–	+?	–
M. tentoriocardinalis	+	+		+	+	+	–	+	+
M. tentoriostipitalis	+	+		+	+	+	+	+	+
M. craniolacinalis	+	–		+?	–	–	+?	+	+
M. stipitolacinalis	+	–		–	–	–	–	+	+
M. stipitogalealis	+	–		–	–	–	–	–	–
M. stipitopalpis ext.	+	–		(+)	+	+	+	+	+
M. stipitopalpis int.	+	+		–	–	+	–	+	+
M. palpopalpis maxillae prim.	–	–		–	–	–	–	+	–
M. palpopalpis maxillae sec.	–	–		–	–	–	–	+	–
M. palpopalpis maxillae tert.	–	–		–	–	–	–	+	–
M. palpopalpis maxillae quart.	–	–		–	–	–	–	+	–

Fortsetzung Tabelle 1.

	Corydalus cornutus (Corydalidae) KELSEY (1954)	*Pterostichus nigrita* (Carabidae)	*Nebria brevicollis* (Carabidae) SPENCE & SUTCLIFFE (1982)	*Carabus* spec. (Carab.) DAS (1937)	*Haliplus lineatocollis* (Haliplidae) BEUTEL (1986)	*Orectochilus villosus* (Gyrinidae) NOARS (1956)	*Dytiscus marginalis* (Dytiscidae) SPEYER (1922), DEMARZO (1979)	*Oryctes nasicornis* (Scarabaeidae) CROME (1957)	*Anthrenus fasciatus* (Dermestidae) PRADHAN (1948)
Labium, Salivarium									
M. submentopraementalis	+	–	–	–	–	+	+	+	+
M. tentoriopraement. infer.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. tentoriopraement. super.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M. praementopalpalis ext.	–	–	–	+	–	–	+	+	–
M. praementopalpalis int.	+	+	–	+?	–	+	–	+	–
M. palpopalpalis labii primus	–	–	–	–	–	–	–	+	–
M. submentomentalis	+	–	–	–	–	–	–	–	+
M. hypopharyngosalivar. ant.	+	–	–	–	–	–	–	+	–
M. praementosalivar. post.	+	–	–	–	–	–	–	–	–
Praeoralhöhle, Pharynx, Hypopharynx									
M. clypeopalatalis	+	+	+		+	+	+	+	
M. clypeobuccalis	–	–	–		–	–	–	+	
M. frontobuccalis ant.	+	–	–		+	+	+	+	
M. frontobuccalis post.	+	–	+		+	–	+	+	
M. tentoriobuccalis ant.	+	–	–		+	–	+?	+	
M. tentoriobuccalis post.	–	–	–		+	–	–	+	
M. verticopharyngealis	+	–	–		–	–	+	+	
M. tentoriopharyngealis	+	–	–		–	–	+	+	
M. frontohypophar. (RAO)	+	+	+		+	+	+	+	+
M. tentoriohypopharyng.	+	+	+		–	+	+	–	+

vorderen Tentorialgrube und dem sekundären Mandibelgelenk dar (WUNDT 1961). Diese Struktur bezeichnet COOK (1944) bei *Neohermes* (Corydalidae) als Tentorialsutur. Die Clypeofrontalnaht wird durch ein kurzes Stück Häutungsnaht (ClFrN; Abb. 1), das der Epistomalnaht paralell läuft, repräsentiert.

In Folge der bis zum Kopfvorderrand verlagerten Antennen ist die Subgenalleiste, in Fortsetzung der Epistomalleiste (MATSUDA 1965), ins Innere der Kopfkapsel gewandert und wird zum Antennalsklerit (Antsk; Abb. 8, 10).

Die Occipitalsutur, die hier als Epicranialleiste (Ecl) ausgebildet ist (STRENGER 1952), zeigt denselben Verlauf wie bei *Corydalus*-Larven und -Puppen (KELSEY 1954), sowie bei den Larven von *Neohermes* (COOK 1944), *Sialis* (RÖBER 1942) und *Osmylus* (WUNDT 1961). Nur erreicht sie im Gegensatz zu diesen bei *Pt. nigrita* und den anderen Carabidenlarven das sekundäre Mandibelgelenk nicht (Abb. 2).

Zwei weitere funktionelle Nähte, nämlich die Hinteraugenleiste (Hal) und die Leiste zwischen Auge und Frontalnaht, treten wieder in auffallender Weise nur bei Vertretern der Harpalini und Pterostichini auf. Sie können nicht mit Nähten des Pterygoten-Grundplans homologisiert werden. Ich gehe davon aus, daß dies für die genannten Gruppen Neubildungen sind.

6.2. Kopfanhänge

Die Antennen (Ant) von *Pt. nigrita* sind 4gliedrig. Darin stimmen sie mit den anderen Adephagenlarven und Neuropterenlarven überein. Jedoch überkreuzen sich bei *Pterostichus* der Pro- und Retraktor der Antenne (Abb. 9) und alle drei Antennenmuskeln sind gegenüber Halipliden (BEUTEL 1986) und Dytisciden (SPEYER 1922) viel kräftiger ausgebildet.

Die Mandibel stellt eine Beißmandibel (WEBER 1965) dar. Sie hat eine im unteren Drittel liegende Schneidekante (Sch; Abb. 4), im Gegensatz zu *Nebria* (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), wo diese im oberen Drittel liegt. Bei *Trachypachus* und distal bei *Loricera* und *Carabus* sind zwei solche Kanten vorhanden. Dies könnte eine Vorstufe zur Bildung des Saugkanals bei Gyriniden- und Dytiscidenlarven sein, indem die beiden Kanten miteinander verwachsen und einen Kanal umschließen.

Die Maxille (Max) von *Pt. nigrita* entspricht in den wesentlichen Zügen derjenigen von *Carabus* (DAS 1937). Durch das Fehlen jeglicher Muskulatur können die Lacinia (La) und die Galea (Ga) nur unzureichend identifiziert werden (Abb. 5). Dies trifft auch für die Hydradephagenlarven zu. Im Gegensatz zu den bisher untersuchten Adephagenlarven sind bei den Larven der Neuropteroidea die beiden inneren Loben mit Muskeln versehen (DAS 1937; RÖBER 1942; WUNDT 1961).

DAS (1937) homologisiert bei *Carabus* den von der ventralen Kopfkapsel zum dorsalen Stipesbasalrand ziehenden Muskel mit dem M. craniolacinalis. Dieser hätte seinen Ursprung aber dorsal des M. craniocardinalis. Bei *Carabus* und *Pterostichus* entspringt der betreffende Muskel jedoch eindeutig mediad des M. craniocardinalis auf der ventralen Kopfkapsel (Abb. 5). Ich schließe daraus — wenn man von der Annahme einer Neubildung absieht — daß sich der M. tentoriostipitalis aufgespalten hat. Dabei verblieb eine Portion in ihrer ursprünglichen Lage, während die andere ihren Ursprung auf die ventrale Kopfkapsel verlagerte und ihr Ansatz auf den dorsalen Rand des Stipes rückte. Die dadurch erreichte größere Beweglichkeit der Maxille erklärt ihre von SPENCE & SUTCLIFFE (1982) beschriebene besondere Bedeutung beim Freßakt. Von Hydradephagenlarven ist eine solche Aufspaltung des M. tentoriostipitalis bislang nicht bekannt.

Das Labium der Carabidenlarven wurde ausführlich in früheren Arbeiten diskutiert (ANDERSON 1936; DAS 1937; DORSEY 1943). Die Verhältnisse bei *Pterostichus nigrita* decken sich weitgehend mit den dabei gewonnen Erkenntnissen. Die Vermutung, daß der membranöse Bereich zwischen Prämentum und Kopfkapsel das Mentum ist und das Submentum mit den Postgenae verschmolzen ist (ANDERSON 1936; SNODGRASS 1935, 1960), kann ich durch meine Untersuchungen an der Larve von *Loricera* erhärten. Bei dieser ist nämlich noch ein deutlich abgegrenztes Submentum zwischen den Postgenae vorhanden. Da *Loricera* zu den ursprünglichen Carabiden zählt (BILS 1976), kann davon ausgegangen werden, daß dies der plesiomorphe Zustand ist und das Submentum im Laufe der weiteren Phylogenese der Carabiden mit den Postgenae verwachsen ist.

Ein dritter Retraktor des Prämentum fehlt bei *Pterostichus* wie bei allen Carabidenlarven (ANDERSON 1936; DAS 1937; DORSEY 1943) und *Haliplus* (BEUTEL 1986). Der mediane Retraktor des Praementum der Hydradephagenlarven, außer *Haliplus*, ist eine Neubildung (RUHNAU 1986) und demnach nicht dem medianen Retraktor der Neuropterenlarven homolog.

Der Hypopharynx ist bei den Neuropteren- und Adephagenlarven in das Dach des Labium eingeschmolzen. Reste sind noch an der Bildung des praepharyngealen Nahrungskanals erkennbar. Bei verschiedenen Geadephagen (BENGTSSON 1927; SPENCE & SUTCLIFFE 1982; LANDRY & BOUSQUET 1984; RUHNAU 1986) und vielen Hydradephagen (RUHNAU 1986) tritt im Bereich des Labiumdaches eine starke Aufwölbung auf. Dabei handelt es sich jedoch um ein neues Merkmal (RUHNAU 1986), das im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme entstanden ist. Zu prüfen wäre, ob es sich dabei immer um homologe Strukturen handelt und dadurch eine Gruppe der Geadephaga in die nähere Verwandtschaft der Hydradephaga gehört.

6.3. Nahrungskanal

Die Reduktion der Pharynxdilatatoren bei einem Teil der Carabidenlarven wurde bereits anhand von *Amara* und *Galerita* beschrieben (DORSEY 1943). Bei *Pt. nigrita* dienen die ventralen Pharynxdilatatoren nur noch der Fixierung des Pharynx zwischen den Schlundkonnektiven. *Nebria* (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), *Carabus* und die Hydradephagenlarven (BEUTEL 1986; DE MARZO 1979; NOARS 1956; SPEYER 1922) haben stets wohlausgebildete ventrale und dorsale Pharynxdilatatoren, ebenso wie die Neuropterenlarven (KELSEY 1954; RÖBER 1942; WUNDT 1961).

Unterschiede ergeben sich auch bei der Ausbildung der Cibarialpumpe hinsichtlich der Anzahl der Kompressoren. Ebenso ist die Stärke ihrer Dilatatoren verschieden, wobei die Verhältnisse von *Galerita* (DORSEY 1943) weitgehend mit denen von *Pterostichus* übereinstimmen.

Der M. tentoriohypopharyngealis (M17) von *Pterostichus*, als paariger Mundöffner bei *Nebria* vorhanden (SPENCE & SUTCLIFFE 1982), fehlt bei *Amara* und *Galerita* (DORSEY 1943). Bei Hydradephagenlarven tritt er bei *Dytiscus* (SPEYER 1922) und *Orechtochilus* (NOARS 1956) auf, fehlt aber bei *Haliplus* (BEUTEL 1986).

7. Literatur

ANDERSON, W. H. (1936): A comparative study of the labium of coleopterous larvae. — Smithson. misc. Collns **95** (13): 1—29, + 8 pls; Washington.

BAEHR, M. (1979): Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des

Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehung der Adephaga (Coleoptera, Insecta). — Zoologica **44** (130): 1—76; Stuttgart.

BENGTSSON, S. (1927): Die Larven der nordischen Arten von *Carabus* Lin. Eine morphologische Studie. — Lunds Univ. Arsskr. (N. F. 2) **24** (2): 1—89; Lund.

BEUTEL, R. (1986): Skelet und Muskulatur des Kopfes der Larve von *Haliplus lineatocollis* Mrsh. (Coleoptera: Haliplidae). — Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **390**: 1—15; Stuttgart.

BILS, W. (1976): Das Abdomenende weiblicher, terrestrisch lebender Adephaga (Coleoptera) und seine Bedeutung für die Phylogenie. — Zoomorph. **84**: 113—193; Heidelberg & Berlin.

BITSCH, J. (1966): L'évolution des structures céphaliques chez les larves des Coléoptères. — Annls Soc. ent. Fr. (N. S.) **2**: 255—324; Paris.

BÖVING, A. G. & F. C. CRAIGHEAD (1931): An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. — Ent. Americ. (N. S.) **11** (1—4): 1—351; Brooklyn, New York.

BRANDMAYR, P., FERRERO, E. & T. Z. BRANDMAYR (1980): Larval versus imaginal taxonomy and the systematic status of the ground beetle taxa *Harpalus* and *Ophonus* (Coleoptera: Carabidae: Harpalini). — Entomol. Gen. **6** (2/4): 335—353; Stuttgart & New York.

BURMEISTER, E.-G. (1976): Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. — Zoomorph. **85**: 165—257; Heidelberg & Berlin.

COOK, E. F. (1944): The morphology and musculature of the labrum and clypeus of insects. — Microent. **9** (1): 1—35; Stanford.

CRAMPTON, G. C. (1921): The sclerites of the head and mouthparts of certain immature and adult insects. — Ann. ent. Soc. Amer. **14**: 65—107, + 7 pls; Columbus, Ohio.

CROME, W. (1957): Zur Morphologie und Anatomie der Larve von *Oryctes nasicornis* L. — Dt. ent. Z. (N. F.) **4**: 228—262; Berlin.

DAS, G. M. (1937): The musculature of the mouth-parts of insect larvae. — Q. J. microsc. Sci. **80**: 39—80; London.

DELKESKAMP, K. (1930): Biologische Studien über *Carabus nemoralis*. — Z. Morph. Ökol. Tiere **19**: 1—58; Berlin.

DE MARZO, L. (1979): Studi sulle larve dei Coleotteri Ditiscidi. X. Anatomia e funzionamento dell'apparato succhiante cibario-faringeo in alcune forme larvali delle subff. Dytiscinae, Colymbetinae, Laccophilinae e Hydroporinae. — Entomologica Bari **15**: 5—72; Bari.

DORSEY, C. K. (1943): The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. — Smithson. misc. Collns **103** (7): 1—42; Washington.

DUPORTE, E. M. (1946): Observations of the morphology of the face of insects. — J. Morph. **79**: 371—384, + 7 pls; Philadelphia.

— (1957): The comparative morphology of the insect head. — Ann. Rev. Ent. **2**: 55—70; Stanford & Palo Alto, Cal.

EVANS, M. E. G. (1961): The fronto-clypeal region and the stomadeum in coleoptera. — Proc. r. ent. Soc. Lond. (A) **36** (Sec. B): 152—162; London.

FERENZ, H. J. (1973): Steuerung der Larval- und Imaginalentwicklung von *Pterostichus nigrita* (Col., Carabidae) durch Umweltfaktoren und Hormone. — 113 pp. Diss. Köln.

GARDENER, J. C. M. (1938): Immature stages of indian coleoptera (23, Carabidae, cont.). — Indian Forest Rec. **3** (8): 149—157; Calcutta.

KÉLER, S. VON (1963): Entomologisches Wörterbuch. — 3. Aufl., 679 pp.; Berlin.

KELSEY, L. P. (1954): The skeleton-motor mechanism of the dobsonfly *Corydalus cornutus*. Head and prothorax. — Cornell Univ. Agr. Expt. Stat. Mem. **334**:1—52; Ithaca, N.Y.

KIRCHNER, H. (1927): Biologische Studien über *Carabus cancellatus*. — Z. Morph. Ökol. Tiere **7**: 1—32; Berlin.

LANDRY, J.-F. & Y. BOUSQUET (1984): The genus *Omophron* Latreille (Coleoptera: Carabidae): Redescription of the larval stages and phylogenetic considerations. — Can. Ent. **116** (11): 1557—1569; Ottawa.

MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. — Mem. amer. ent. Inst. **4**: 1—334; Ann Arbor.

NOARS, R. (1956): Contribution à la connaissance de la larve d'*Orectochilus villosus* Müll. (Coléoptères, Gyrinidés). — Trav. Lab. Zool. Fac. Sci. Dijon **17**: 1—32; Dijon.

PRADHAN, K. S. (1948): On the head capsule, mouthparts and related muscles of the larvae of

the wooly bear *Anthrenus fasciatus* Herbst (Col. Dermestidae). — Rec. Indian Mus. **46**: 73—86; Calcutta.

RÖBER, H. (1942): Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von *Sialis flavilatera*. — Zool. Jb. Anat. **67**: 61—118; Jena.

RUHNAU, S. (1986): Zur Morphologie und Biologie der praeimaginalen Stadien des Wasserkäfers *Noterus crassicornis* (Müller, 1776) (Coleoptera, Hydradephaga, Noteridae). — Unveröffentl. Dipl.-Arb., Fakultät f. Biol., Universität Tübingen, 99 pp.; Tübingen.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. — 667 pp.; New York & London (McGraw-Hill).

— (1947): The insect cranium and the 'epicranial suture'. — Smithson. misc. Collns **107** (7): 1—52; Washington.

— (1952): A textbook of arthropod anatomy. — 363 pp.; Ithaca, N.Y.

— (1960): Facts and theories concerning the insect head. — Smithson. misc. Collns **142** (1): 1—61; Washington.

SPENCE, J. R. & J. F. SUTCLIFFE (1982): Structure and function of feeding in larvae of *Nebria* (Coleoptera: Carabidae). — Can. J. Zool. **60**: 2382—2395; Ottawa.

SPEYER, W. (1922): Die Muskulatur der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Kenntnis des Insektenkörpers. — Z. wiss. Zool. **119**: 423—492; Leipzig.

STRENGER, A. (1952): Die funktionelle und morphologische Bedeutung der Nähte am Insektenkopf. — Zool. Jb. Anat. **72**: 469—521; Jena.

THIELE, H. U. (1961): Zuchtversuche an Carabiden. — Zool. Anz. **167**: 431—442; Leipzig.

— (1968a): Formen der Diapausensteuerung bei Carabiden. — Zool. Anz. (Suppl.) **31**: 358—364; Leipzig.

— (1968b): Zur Methode der Laboratoriumzucht bei Carabiden. — Decheniana **120**: 335—341; Bonn.

THOMPSON, R. G. & R. T. ALLEN (1974): Description of larval Carabidae. — 1. Coleopt. Bull. **28** (4): 185—201; Gainesville, Fla.

WEBER, H. (1965): Grundriß der Insektenkunde. — 4. Aufl. 428 pp.; Stuttgart (G. Fischer).

WHITEHEAD, W. E. (1932): The morphology of the head-capsule of some coleoptrous larvae. — Can. J. Res. **6** (3): 227; Ottawa.

WUNDT, H. (1961): Der Kopf der Larve von *Osmylus chrysops* L. (Neuropt. Plannipennia). — Zool. Jb. Anat. **79**: 558—662; Jena.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. GERT TRÖSTER, Institut für Biologie III, Lehrstuhl für Zoologie, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-7400 Tübingen 1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

MAY 24 1988
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 400	12 S.	Stuttgart, 31. 3. 1987

Die europäischen Arten der Gattung *Konowia* Brauns (Hymenoptera: Xiphydriidae)

The European Species of the Genus *Konowia* Brauns (Hymenoptera: Xiphydriidae)

Von Ewald Jansen, Tübingen

Mit 13 Abbildungen

Summary

(1.) A short survey of the literature dealing with the genus *Konowia* Brauns, 1884 is given.
(2.) 24 specimen of the genus are checked and the variability of the characters is worked out.
(3.) As a result *Konowia guntionensis* Zombori is considered a **synonym** of *K. betulae* (Enslin).
(4.) The description of the genus and the two species are supplemented.
(5.) A distribution map of the two species is given.
(6.) Keys to the genera of Xiphydriidae and to the females of the species of the genus *Konowia* are given with special regard to variability.

Zusammenfassung

1. Es wird ein kurzer Überblick über die Literatur zur Gattung *Konowia* Brauns, 1884 erstellt.
2. Insgesamt 24 Individuen werden überprüft und die Variabilität der Merkmale ermittelt.
3. Als Ergebnis wird *Konowia guntionensis* Zombori als **Synonym** von *K. betulae* (Enslin) betrachtet.
4. Die Gattungsbeschreibung und die Artbeschreibungen werden ergänzt.
5. Eine Fundortkarte der bearbeiteten Arten wird vorgelegt.
6. Bestimmungstabellen für die Gattungen der Xiphydriidae und für die Weibchen der Arten der Gattung *Konowia* werden unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität erstellt.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material 3
3. Merkmale der Xiphydriidae 4
3.1. Farbmerkmale 4
3.2. Strukturmerkmale 4
3.2.1. Kopf 4

3.2.2. Thorax 5
3.2.3. Abdomen 8
3.3. Körpermaße 8
4. Diskussion 9
5. Ergänzende Beschreibung der Gattung *Konowia* 9
6. Ergänzende Beschreibung der Arten 10
6.1. *Konowia megapolitana* Brauns, 1884 10
6.2. *Konowia betulae* (Enslin, 1911) 11
7. Verbreitung der *Konowia*-Arten 11
8. Bestimmungstabelle für die Gattungen der Xiphydriidae 11
9. Bestimmungstabelle für die ♀♀ der Arten der Gattung *Konowia* 11
10. Literatur 12

1. Einleitung

Anlaß für diese Untersuchung bot der Fang einer merkwürdigen Xiphydriide im Juli 1984 im Federseegebiet in Oberschwaben. Die Determination führte zunächst zu *K. megapolitana* Brauns, war aber mangels Vergleich unsicher.

Die wissenschaftliche Existenz des Genus *Konowia* beginnt mit der Beschreibung von *K. megapolitana* Brauns, 1884. Als nächste folgte die Beschreibung von *Pseudoxiphydria betulae* Enslin, 1911, dann *K. bifurcata* Maa, 1949 und schließlich *K. guntionensis* Zombori, 1969.

1937synonymisierte Ross die beiden aufgestellten Gattungen mit der Gattung *Xiphydria*, da er die zur Begründung der beiden Gattungen herangezogenen Flügelgeädermerkmale für zu variabel hielt und ihm die Arten der Familie im übrigen zu gleichförmig erschienen, als daß eine Unterteilung in verschiedene Gattungen gerechtfertigt wäre. Diese Ansicht wird von Maa (1949) nicht geteilt; er verweist auf die Konstanz der Flügelmerkmale und bei der Begründung der Gattungen auf eine Kombination von Merkmalen.

In derselben Arbeit beschreibt Maa eine *K. bifurcata* aus Europa, die er in ein neugeschaffenes Subgenus *Apoxiphia* stellt. Zombori (1969) diskutiert die Maasche Beschreibung ausführlich und kommt zu der Vermutung, daß dem Autor wohl ein Männchen von *Xiphydria picta* Konow vorgelegen haben muß. Diese Interpretation ist sehr wahrscheinlich — auch passen die Kopfskizzen (dorsal, frontal und lateral) recht gut zu einer *X. picta*. Einzig ein in Zomboris Diskussion nicht erwähnter Punkt aus der Beschreibung des Subgenus *Apoxiphia* bei Maa (1949: 68): „Vein 2A in the fore wing combining with Cu_2 + 1A near the base." könnte man als wesentliches Argument für die Zugehörigkeit des fraglichen Individuums zur Gattung *Konowia* und damit für die Gültigkeit der Art heranziehen. Doch dieses Merkmal ist, wie schon Enslin (1918: 704) schreibt, bei gefaltetem Flügel schwer zu erkennen.

Genau dieses Merkmal jedoch: Die Verschmelzung der beiden Analadern im Vorderflügel nahe der Basis, trifft auf das Tier vom Federsee nicht zu. Die beiden Adern sind, wie bei einer *Xiphydria*, deutlich getrennt. Andererseits paßt das Tier zu keiner bekannten *Xiphydria*-Art. Es wurde daher versucht, möglichst viele Xiphydriiden zu untersuchen, um die Variabilität der von den Autoren herangezogenen Merkmale beurteilen zu können.

An dieser Stelle möchte ich mich bei Dr. O. Biström (Helsinki), E. Diller (München), Dr. M. Fischer (Wien), Dr. T. Huflejt (Warschau), Dr. J. P. Kopelke (Frankfurt), Dr. J. Macek (Prag), Dr. B. Petersen (Kopenhagen), Dr. W. Schedl (Innsbruck), N. Springate (London), A. Taeger (Eberswalde) für die großzügige Unterstützung dieser Arbeit bedanken. Ganz besonderen Dank schulde ich Dr. L. Zombori (Budapest) der mir im Gespräch nützliche Anregungen und wertvolle Hinweise gab.

Abkürzungen: BMNH = British Museum of Natural History, London; — *DEI* = Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde; — *HNHM* = Hungarian Natural History Museum, Budapest; — *IZPAN* = Instytut Zoologii Polski Akademia Nauk, Warschau; — *IZUI* = Institut für Zoologie der Universität Innsbruck; — *NMP* = National Museum Prag; — *NMW* = Naturhistorisches Museum Wien; — *SMNS* = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; — *ZSBM* = Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München.

2. Material[1])

[1.][♀] Kalkh. 27./5. 84; coll. Konow; [rot:] Holotypus; *Konowia Megapolitana* Brauns Kalkh. 27./5. 84.; Kalkh. = NSG Kalkhorst Umg. Neustrelitz; DEI Eberswalde.

[2.][♀] Gouvernem. Petersburg E. König; coll. Konow; *Konowia megapolitana* Brauns ♀-Reste A. Taeger '85; DEI Eberswalde.

[3.][♀] *Konowia megapolitana* Brauns det. L. Mócsár; 918.V.15., Beszt. Banya, coll. Fekete; *Konowia megapolitana* Brauns det. Zombori 1965 [HNHM].

[4.][♀] Bükk-hg 1957, Nagyvisnyé leg. Móczar L.; Nagyvölgy V.29. — VI.4.; *Konowia megapolitana* Brauns det. Zombori 1965 [HNHM].

[5.][♀] Köszegi hegyek, 1936.V.19—23.; Exc. Inst. syst. zool. Univ. Budapest; *Konowia megapolitana* Brauns det. L. Móczár; [roter Rand] Holotypus: *Konowia guntionensis* Zombori, det. Zombori 1968; Hym.Typ.No.105 Mus. Budapest.

[6.][♀] Ing. J. Palásek, Gryoov, Mor., ČSR 24.5.1957 [NMP].

[7.][♀] Puterersee, Ennstal, leg. H. Franz, X972; *Konowia megapolitana* ♀ Brauns det. H. Franz [NMW].

[8.][♀] 12.6.1980 Purgstall, von Birke gestreift, leg. Ressl; 725; [rund, blau]; *Konowia megapolitana* Brauns ♀ det. W. Schedl 1980 [IZUI].

[9.][♀] J.S.Tir. Brixen, L.Eisackznen, 20.V.61 Puz, auf Lungenkraut sitzend; [rund, rot]; ♀; *Konowia megapolitana* Brauns det. W. Schedl 1967 [IZUI].

[10.][♀] Imatra; Hellén; 606 [?: 909]; *Konowia megapolitana* Brauns, Hellén det; Mus. Zool. Helsinki Loan No HY 6445.

[11.][♀] Leopold Palais München 7.6.42; *Konowia megapolitana* ♀ Brauns [ZSBM].

[12.][♂] Zagreb 20.05.03; Sammlung Dr. Enslin; *Konowia megapolitana* Brauns ♂; [Genitalpräp.] [ZSBM].

[13.][♂] 15.VI.84 BRD, BW, NSG Federsee OGGELSH. WALD, E. Jansen leg.; [Genitalpräp.] [coll. Jansen].

[14.][♂] [unleserlich]; *camelus*, det. F. Kohl; [NMW].

[15.][♂] [unleserlich: Pribetz (?)]; *camelus*, det. F. Kohl; [NMW].

[16.][♂] Berlin, Finkenkrug, 27.5.00; coll. Oldenberg; „*Konowia*" *megapolitana* Brauns ♂ F. D. Morice det.; von Enslin als ♂ von *Konowia megapolitana* erwähnt!; *Konowia betulae* ♂ (Enslin) det. A. Taeger 85; *K. guntionensis* Zombori = ? *K. betulae* (Ensl.) mit fehlender 3. Cubitalquerader, vergl. Scutellumsculptur und Occipitalrand!, det. A. Taeger, DEI Eberswalde.

[17.][♀] [rot:] Cotype; Tharandt; Sammlung Dr. Enslin; *Pseudoxiphydria betulae* Enslin ♀; [ZSBM].

[18.][♀] Dölauer Heide, 22.V.1915, Dr. Bath, Halle a.S.; Sammlung Dr. Enslin; *Pseudoxiphydria betulae* Enslin ♀ Dr. Enslin det.; [ZSBM].

[19.][♀] Berlin, Finkenkrug, 27.V.00; coll. Oldenberg; Sammlung Dr. Enslin; „*Konowia*" *megapolitana* Brauns ♀ F. D. Morice det.; [ZSBM].

[20.][♂] 4/7 05; *Konowia megapolitana* [... unleserlich]; CZECHOSLOVAKIA, Bohemia, Chodau., R. von Stein Coll., B. M. 1935—271; *Xiphydria prolongata* det. E. Jansen; [BMNH].

[21.][♀] Pieniny, Kras. 21.6.1973. Olszynka Karpacka leg. T. Huflejt; *Konowia megapolitana* Brauns ♀ det. T. Huflejt [coll. Huflejt].

[22.][♀] Warszawa Bielany 26.—31.5.1977 łęg Olcha leg. IZPAN; *Konowia megapolitana* Brauns ♀ det. T. Huflejt [coll. Huflejt].

---

[1]) Es handelt sich im folgenden um die Originalbeschriftung auf den Etiketten; die Angaben in [eckigen Klammern] sind Zusätze des Verfassers.

[23.][♀] Warszawa Bielany 26.—31.5.1977 łęg Olcha leg. IZPAN; *Konowia megapolitana* Brauns ♀ det. T. HUFLEJT [coll. HUFLEJT].

[24.][♀] Warszawa Bielany 6.—11.6.1977 łęg Olcha leg. IZPAN; *Konowia megapolitana* Brauns ♀ det. T. HUFLEJT [coll. HUFLEJT].

[25.][♀] Hamernia k. Zyrardowa leg czerpak 10.VI.1977 leg. J. SAWONIEWICZ; *Konowia megapolitana* Brauns ♀ (?) det. T. HUFLEJT [coll. HUFLEJT].

Von der Gattung *Xiphydria* wurden außerdem im Senckenberg-Museum, Frankfurt, aus den Museen Kopenhagen und Helsinki, aus dem Naturhistorischen Museum Wien, den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart, meiner eigenen Sammlung insgesamt:

	♂♂	♀♀
X. camelus	46	82
X. longicollis	17	24
X. picta	6	15
X. prolongata	20	19,

zusammen also weitere 229 Individuen durchgesehen.

3. Merkmale der Xiphydriidae

3.1. Farbmerkmale

Gattung *Konowia*

Die beiden vorliegenden Arten sind braun bis schwarz, ohne helle Körperzeichnung. Lediglich die Mandibeln sind in der Mitte manchmal (besonders bei den ♂♂) hellbraun bis weißlich. Bei *K. megapolitana* sind die Flügel rauchig braun (infuskat), bei *K. betulae* heller, aber ebenfalls angeraucht.

Bei den vorliegenden ♂♂ von *K. betulae* sind die ersten drei Fühlerglieder (manchmal das vierte basal) sowie die Tibien und Tarsen aller Beine rötlich aufgehellt. Bei den ♀♀ dieser Art sind lediglich die Tibienspitzen und die Basitarsen etwas aufgehellt. *K. megapolitana* hat keine aufgehellten Tibien und Tarsen.

Gattung *Xiphydria*

Alle Tiere der vier Arten der vorliegenden Serie haben an den Seiten der mittleren Tergite mehr oder weniger große weißliche Flecken, und im übrigen die bekannte arteigene Färbung und Zeichnung. Zu erwähnen ist lediglich ein sehr kleines *X. prolongata* — ♂ (Nr. [20]), mit nur schwach rötlich aufgehellten mittleren Hinterleibssegmenten und winzigen weißen Flecken an den äußersten Tergiträndern (diese Verhältnisse führten wohl zu der oben dokumentierten Fehldetermination; Flügelgeäder oder andere Merkmalskomplexe jedenfalls bieten keinen Anhaltspunkt, das Tier bei der Gattung *Konowia* einzuordnen).

3.2. Strukturmerkmale

3.2.1. Kopf

Bei beiden *Konowia*-Arten ist der Kopf hinter den Augen schwach zusammengezogen. Am Occiput ist eine Carina ausgebildet, die hinter den Ocellen oft nur sehr schwach ausgeprägt ist. Der Oberkopf ist stark glänzend mit wenigen (am Hinterrand gelegentlich großen) Punkten; zur Stirn hin nimmt die Punktierung zu, dort wird sie bei *K. betulae* zuweilen runzlig, manchmal fast nadelrissig; bei *K. megapolitana* bleibt sie schwächer.

Am Kopf von *K. megapolitana* ist oberhalb der Fühler, vor dem mittleren Ocellus eine meist flache, rundliche Eindellung; bei *K. betulae* ist sie meist quer und etwas stärker ausgeprägt.

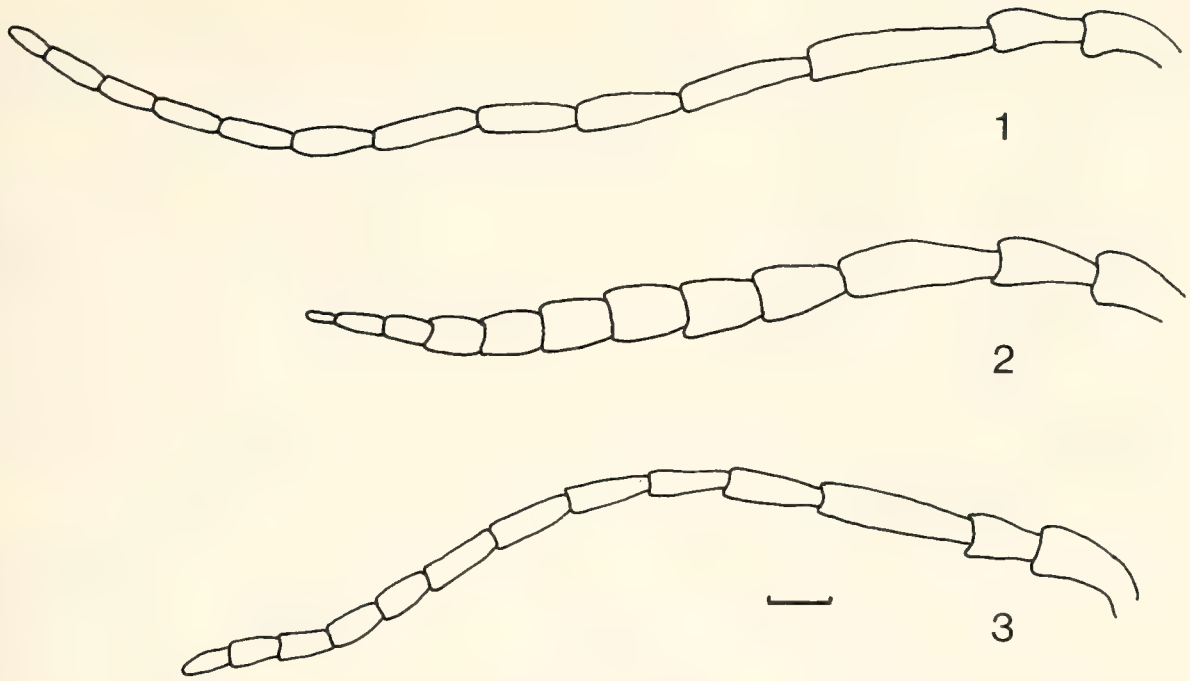


Abb. 1—3. Fühler schematisch. — 1. *K. megapolitana* ♀, — 2. *K. betulae* ♀ — 3. *K. betulae* ♂. — Maßstab: 0,2 mm.

Fühler

Bei den Individuen von *K. megapolitana* (nur ♀♀!) wurden an vollständigen Fühlern dreimal 12, vierzehnmal 13 und einmal 14 Glieder gezählt.

Bei den ♀♀ von *K. betulae* wurden viermal 12 und dreimal 13 Glieder gezählt. Bei den ♂♂ dieser Art wurden einmal 13 und dreimal 14 Glieder gezählt.

Die Proportionen der einzelnen Fühlerglieder sind aus den Abb. 1—3 ersichtlich. Der Fühler von *K. megapolitana* — ♀ (Abb. 1) ist gestreckter als der jenige der *K. betulae* — ♀♀ (Abb. 2). Die Fühler der *K. betulae* — ♂♂ (Abb. 3) sind ebenfalls länger und schlanker als die der ♀♀; das dritte Fühlerglied ist bei den einzelnen Individuen unterschiedlich proportioniert.

Mandibeln

Bei beiden *Konowia*-Arten können die Mandibeln drei- oder vierzähnig sein; oft ist der innerste (kleinste) Zahn verdeckt, so daß eine niedrigere Zahnzahl vorgetäuscht wird.

3.2.2. Thorax

Die Tegulae sind bei beiden Arten hellbraun bis schwarz mit allen Übergängen; manchmal ist der äußere Rand gegenüber dem zentralen Teil aufgehellt.

Das Mesoscutum ist in Seitenansicht verschieden geformt, doch zeigt die Zusammenstellung einiger individueller Silhouetten (Abb. 4, 5) keine allgemeine Tendenz für eine stärkere Krümmung bei *K. megapolitana* (Abb. 4, Nr. [1, 2, 3, 4, 6, 7, 10, 11]) als bei den Individuen von *K. betulae* (Abb. 5, Nr. [5, 17, 18, 19]).

Die Scutellumskulptur ist bei beiden Arten unterschiedlich. Bei *K. megapolitana* ist die Punktierung feiner, eine Längsfurche nirgends feststellbar. Bei *K. betulae* ist die Punktierung gröber; bei einem Tier (Nr. [5]) ist eine kräftige Längsfurche ausgebildet, bei zwei weiteren (Nr. [12] und [13]) angedeutet.

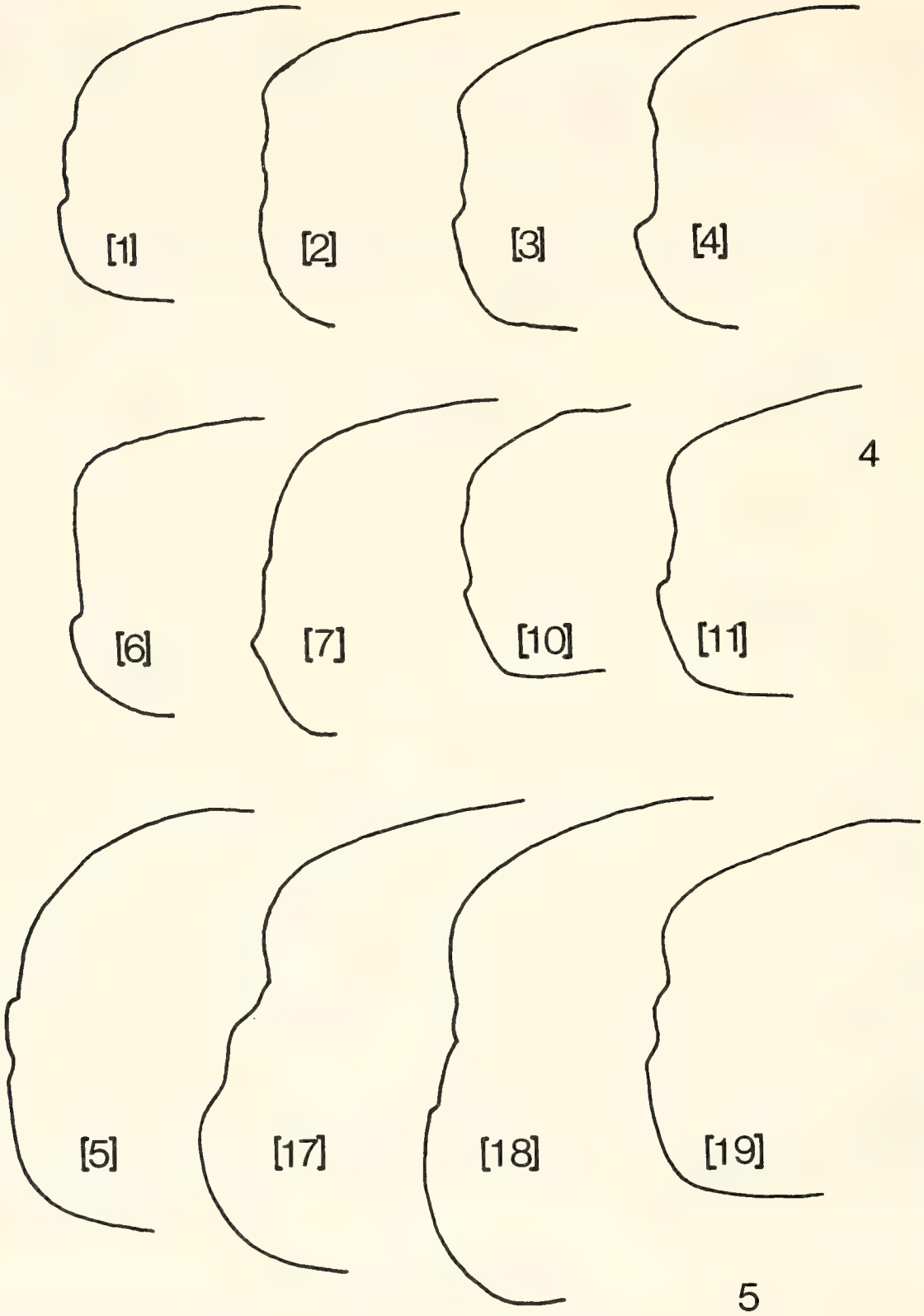


Abb. 4—5. Linke laterale Silhouetten des Mesoscutum. (Ziffern in [eckigen Klammern]: siehe Bezeichnungen der Tiere in Kapitel 2.) — 4. *K. megapolitana* ♀, — 5. *K. betulae* ♀.

Flügelgeäder

Gattung *Konowia*: „Analzelle": Die Verbindung von 2a mit cu_2 + 1a nahe der Flügelbasis ist bei der vorliegenden Serie von Tieren beider Arten recht unterschiedlich ausgeprägt (vergleiche Abb. 6—10). Die völlige Verschmelzung (Abb. 6) zu einer Ader ist oft der Fall, gleichhäufig liegen die beiden Adern ohne Zwischenraum beieinander (7) und

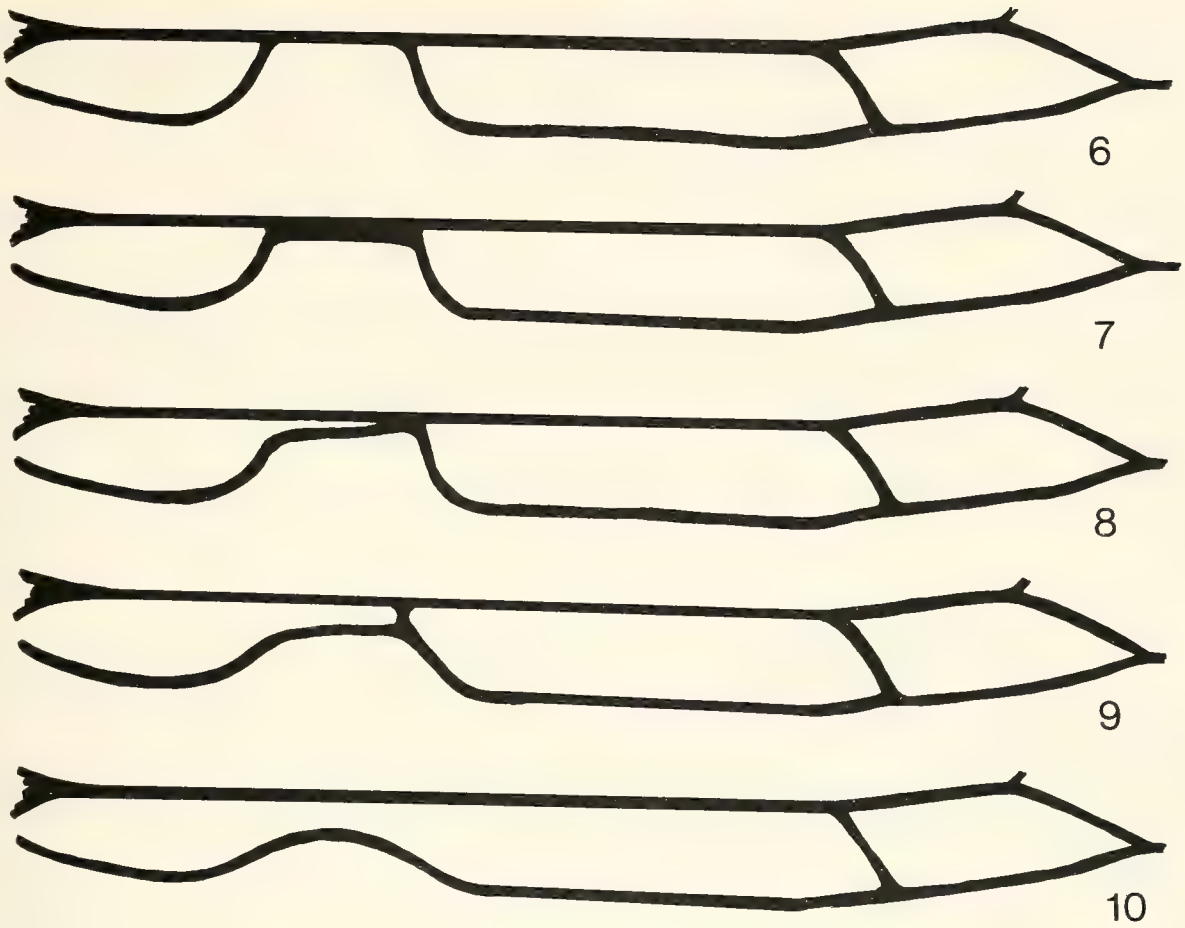


Abb. 6—10. Variabilität der Analzelle des Vorderflügels bei der Gattung *Konowia*. Die Verbindung von 2a mit cu_2 + 1a nahe der Flügelbasis (links: basal) ist unterschiedlich ausgeprägt. — 6. Völlige Verschmelzung der Adern, — 7. Die Adern liegen ohne Zwischenraum beieinander, – 8. Die Adern berühren sich nur noch auf einer kurzen Strecke oder in einem einzigen Punkt, — 9. Dieser Punkt wird zu einer kurzen Querader, — 10. Die Adern sind völlig getrennt.

sind dadurch breiter als eine normale Ader. In einigen Fällen sind die Adern durch einen sehr schmalen, aber sichtbaren Spalt voneinander getrennt und berühren sich nur noch auf einer kurzen Strecke oder in einem einzigen Punkt (8). In manchen Fällen ist dieser „Punkt" zu einer sehr kurzen Querader zwischen deutlich getrennten Adern geworden (9); bei einzelnen Tieren verlaufen die Adern völlig getrennt (10). Die Winkel zwischen der Analquerader und den Analadern variieren bei beiden Arten mehr oder weniger stark. — 2mcu: Die relative Lage dieser Ader zu 2rm ist bei *K. megapolitana* recht variabel. Bei vielen Tieren sind die beiden Adern interstitiell, bei den meisten ist 2mcu leicht nach distal verschoben. Bei *K. betulae* ist 2mcu bei allen vorliegenden Tieren weit nach distal verschoben, so, wie Zombori (1969) es für *K. guntionensis* dargestellt hat. — 3rm: Ist bei fünf Tieren der vorliegenden Serie (Nr. [14, 15, 16, 17, 19]) von *K. betulae* normal ausgebildet; bei Nr. [18] im linken Flügel bis auf einen winzigen Stumpf reduziert und fehlt bei drei Tieren (Nr. [5, 12, 13]) ganz.

Bei verschiedenen Tieren wurden einige Geäderanomalien festgestellt, die natürlich ohne Bedeutung für eine systematische Interpretation sind. Sie sollen hier zur allgemeinen Dokumentation trotzdem aufgeführt werden:

— 2r-rs ist bei Nr. [7] im rechten Flügel bis auf einen kurzen Stumpf reduziert,
— eine Duplikatur der m zwischen m + cu_1 und rs im linken Flügel bei Nr. [8],
— 3mcu im linken Flügel bei Nr. [15]; ein Stumpf einer m-Duplikatur auf m + cu_1 im selben Flügel

Gattung *Xiphydria*: Verschiedene Aberrationen des Flügelgeäders konnten bei den vorliegenden Tieren festgestellt werden, meist in der distalen Flügelhälfte. Zusätzliche Quer- oder Längsadern finden sich immer wieder; die Lage der einzelnen Adern zueinander ist geringfügigen Schwankungen unterworfen. Bei keinem Tier konnte eine Annäherung oder gar Verschmelzung von 2a mit cu_1 + 1a festgestellt werden.

Beine

Die hinteren Basitarsen sind bei *K. megapolitana* so lang oder wenig länger wie die drei folgenden Tarsalglieder zusammen. Bei *K. betulae* sind die hinteren Basitarsen sehr deutlich länger wie die drei folgenden Tarsalglieder zusammen, und zwar bei beiden Geschlechtern.

Die Fußklauen sind bei den beiden Arten gleich gestaltet, nämlich basal verdickt, ohne Zahn.

3.2.3. Abdomen

In der Tergit- oder Sternitskulptur konnten keine Unterschiede zwischen den beiden Arten festgestellt werden. Da keine ♂♂ von *K. megapolitana* vorliegen, ist ein Vergleich der ♂-Genitalen nicht möglich.

Beim Ovipositor treten bei den beiden Arten deutliche Unterschiede in den Proportionen auf. Bei *K. megapolitana* ist die 3. Valvula in der Regel deutlich kürzer als der Valvifer (im Mittel 100:85; Extreme: 100:75 und 100:96) (Abb. 11). Bei *K. betulae* ist die Valvula bei drei der vier untersuchten Tiere deutlich länger (im Mittel 100:109) (Abb. 12), bei einem Tier knapp gleich lang (100:98).

3.3. Körpermaße

Die vorliegenden ♀♀ von *K. megapolitana* sind im Durchschnitt 7,7 mm lang (n = 12), und damit 2,4 mm kleiner als die ♀♀ von *K. betulae* (10,1 mm, n = 4); die Extreme liegen bei *K. megapolitana* zwischen 6,2 und 8,8 mm, bei *K. betulae* zwischen 8,8 und 12,2 mm.

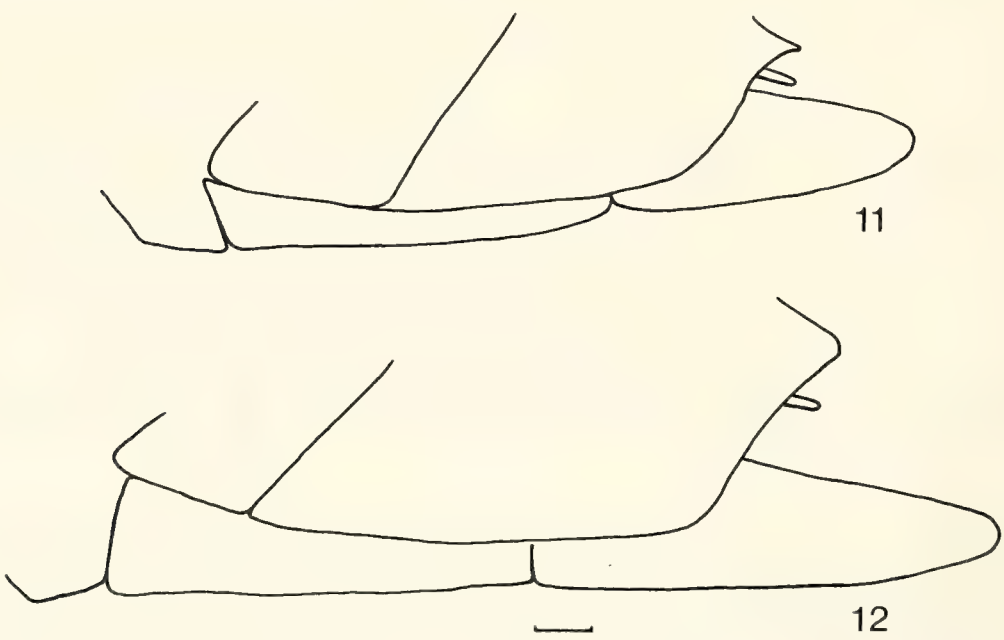


Abb. 11—12. Ovipositorproportionen. — 11. *K. megapolitana*, — *12. K. betulae*. — Maßstab: 0,2 mm.

Die ♂♂ von *K. betulae* sind im Durchschnitt 8,4 mm lang (n = 5); die Extreme liegen bei 6,0 und 10,4 mm.

4. Diskussion

Die Analyse der einzelnen Merkmale zeigt eine große Variabilität, die zu einer unterschiedlichen Bewertung der Merkmale führt.

Die Grundfärbung braun oder schwarz kann kein trennendes Merkmal sein, da die Tiere unter Lichteinfluß aufhellen (man beachte Ausstellungspräparate!). Dagegen fehlen bei allen Tieren helle Flecken an den Seiten der Tergite, zudem sind die Flügel der einen Gruppe stets dunkler als die der anderen.

Von den Strukturmerkmalen sind die Verengung des Kopfes hinter den Augen, die Ausprägung der Carina am Occiput, die Form des Mesoscutum im Profil, die Zahl der Mandibelzähne, die Stellung der Querader der Analzelle, das Vorhandensein oder Fehlen von 3rm, die Form der Fußklauen und die Oberflächenskulptur des Abdomens für die Arten wegen der großen Variabilität kaum von differenzierender Bedeutung.

Bei der auch von anderer Seite her bekannten Variabilität des Flügelgeäders der Xiphydriiden (cf. ZIRNGIEBL 1939) kann es kaum verwundern, daß die Verschmelzung der Analadern an der Flügelbasis und die Lage von 2mcu und 2rm zueinander von eingeschränktem Nutzen sind. Außerdem liefern die Scutellumskulptur und die Körpermaße nur grobe Anhaltswerte.

Die Stärke der Punktierung des Kopfes ist zwar unterschiedlich, aber nur beim Vergleich mehrerer Tiere verwertbar. Bei den vorliegenden Tieren waren zwar die rundliche oder quere Kopfdelle (und damit der im Profil kantig oder verrundet erscheinende Kopf) meist deutlich, doch scheint dieses Merkmal ebenfalls nur beim Vergleich mehrerer Tiere verwertbar zu sein.

Als deutliche Unterscheidungsmerkmale können bei den ♀♀ ganz besonders die Fühlerproportionen und die Ovipositorproportionen dienen. Die Längenverhältnisse der hinteren Tarsen entsprechen bei den vorliegenden ♂♂ genau denen der ♀♀ von *K. betulae*.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung erlauben bei dieser Bewertung der Merkmale eine Ordnung der vorhandenen Tiere in zwei Gruppen. Zieht man die Variabilität der einzelnen Merkmale in Betracht, gibt es zwar einige „Ausreißer", in der Regel aber nur für jeweils ein betrachtetes Merkmal.

Die beiden Gruppen entsprechen im wesentlichen den beiden zuerst beschriebenen Arten, nämlich *K. megapolitana* Brauns, 1884 und *K. betulae* (Enslin, 1911). Allerdings sind die Gattungsbeschreibung und die Artbeschreibungen, die sich auf zu wenige vorliegende Tiere beziehen, ergänzungsbedürftig. Für die Beibehaltung einer eigenen Gattung *Konowia* sprechen die Gründe, die schon BRAUNS (1884) angibt; gegen ein weiteres Genus *Pseudoxiphydria* Enslin, 1911 spricht die starke Ähnlichkeit der beiden Arten.

5. Ergänzende Beschreibung der Gattung *Konowia*

Als Ergänzung zur Gattungsbeschreibung von BRAUNS (1884) bleibt festzuhalten, daß die Mandibeln drei- oder vierzähnig sind; die Analadern basal häufig sehr nahe beieinanderliegen, sich berühren und in vielen Fällen verschmelzen. Die Ader 3rm kann vorhanden oder mehr oder weniger reduziert sein. Die mittleren Tergite weisen seitlich keinerlei weißliche Flecken auf.

Abb. 13. Fundorte von *K. megapolitana* (Kreis) und *K. betulae* (Stern).

6. Ergänzende Beschreibung der Arten

6.1. *Konowia megapolitana* Brauns, 1884

Als Ergänzung zur Artbeschreibung von Brauns (1884) sind die rundliche Delle auf der Stirn und die schlanken Fühler zu erwähnen. Die hinteren Basitarsen sind so lang (oder sehr wenig länger) als die folgenden 3 Tarsalglieder zusammen. Die 3. Valvula des Ovipositors ist deutlich kürzer als der Valvifer. Bisher nur ♀♀ bekannt. [In der Zusammenstellung von Semenov Tian-Shanskij & Gussakovskij (1935) werden bei *K. megapolitana* ebenfalls nur ♀♀ angeführt.] Die Körpergröße beträgt im Durchschnitt 7,7 mm (Extreme: 6,2 mm und 8,8 mm).

6.2. *Konowia betulae* (Enslin, 1911)

Konowia guntionensis Zombori, 1969 **syn. nov.**

Als Ergänzung zur Artbeschreibung von Enslin (1911) ist die quere Delle auf der Stirn zu erwähnen. Die Ader 3rm kann fehlen. Die hinteren Basitarsen sind deutlich länger als die folgenden drei Tarsalglieder zusammen. Die 3. Valvula des Ovipositors ist deutlich länger als der Valvifer. Die Körpergröße liegt im Mittel bei den ♀♀ bei 10,1 mm (Extreme: 8,8 mm und 12,2 mm), bei den ♂♂ bei 8,4 mm (Extreme: 6,0 mm und 10,4 mm).

Das Vorhandensein oder Fehlen von 3rm ist der einzige Punkt, der Tier Nr. [5] (Holotypus von *K. guntionensis* Zombori, 1969) von *K. betulae* (Enslin, 1911) trennt. Wie Tier Nr. [18] zeigt, kann diese Ader bei einem Tier in verschiedenen Flügeln vorhanden sein oder fehlen. Die bei *K. betulae* durchgängig vorhandenen Merkmalsausprägungen wie die Proportionen der hinteren Basitarsen und des Ovipositors sind bei Tier Nr. [5] exakt dieselben.

Sämtliche bearbeiteten ♂♂ müssen bei *K. betulae* eingeordnet werden; das wichtigste Argument ist dabei die Proportion der hinteren Basitarsen; weitere Punkte sind die in einigen Fällen vorhandene 3rm und die stets weit nach distal verschobene 2mcu. Die Fühler sind zwar bei allen Tieren gestreckt und fast so schlank wie bei *K. megapolitana*, die Proportionen (insbesondere des 3. Fühlergliedes) variieren aber individuell stark. Eine Zuordnung zu *K. megapolitana* erscheint im Hinblick auf diese Variabilität unwahrscheinlicher als eine Zuordnung zu *K. betulae*.

7. Verbreitung der *Konowia*-Arten

Laut Zombori (1969) ist *K. megapolitana* aus Österreich, Kroatien, Finnland, Deutschland, Ungarn und der UdSSR bekannt; von Huflejt (1976) wurde die Art aus Polen gemeldet; hinzuzufügen ist die ČSSR, die Angabe Kroatien ist möglicherweise zu streichen (s. u.). *K. betulae* kommt nach den vorliegenden Funden in Ungarn, Kroatien, der DDR und der BRD vor.

Einen Überblick liefert Abb. 13. Weitere Nachweise aus der UdSSR (Semenov Tian-Shanskij & Gussakovskij 1935) konnten nicht berücksichtigt werden.

8. Bestimmungstabelle für die Gattungen der Xiphydriidae

— Abdomen einfarbig braun bis schwarz, ohne weiße Tergitflecken an den Seiten. Analadern im Vorderflügel an der Basis häufig verschmolzen, 3rm manchmal fehlend . . . . . ***Konowia***

— Abdomen schwarzbraun, bei einer Art mit rötlichen mittleren Tergiten. An den Seiten der mittleren Tergite stets weißliche Flecken. Analadern im Vorderflügel nie verschmolzen, 3rm vorhanden . . . . . ***Xiphydria***.

9. Bestimmungstabelle für die ♀♀ der Arten der Gattung *Konowia*

— Fühler kurz, das vierte Glied und die folgenden Glieder höchstens 1,5 mal länger als breit. Am Ovipositor 3. Valvula länger als der Valvifer. Flügel leicht angeraucht; 3rm fehlt manchmal, größer als 8,8 mm . . . . . ***betulae***

— Fühler länger, das vierte Glied und die folgenden Glieder mindestens 2 mal länger als breit. Am Ovipositor 3. Valvula deutlich kürzer als der Valvifer. Flügel stärker verdunkelt; 3rm fehlt immer, kleiner als 8,8 mm . . . . . ***megapolitana***.

10. Literatur

BRAUNS, S. (1884): Eine neue Xiphydrinengattung. — Wien. ent. Ztg. **3**: 220—222; Wien.

ENSLIN, E. (1911): *Pseudoxiphydria*, ein neues Siriciden-Genus aus Deutschland. (Hym.). — Dt. ent. Z., **1911**: 177—179; Berlin.

— (1918): Die Tenthredinoidea Mitteleuropas. — Dt. ent. Z. (Beih.) **1912—1917**: 1—790; Berlin.

HUFLEJT, T. (1976): Materialy do znajomosci rosliniarek (Hymenoptera, Symphyta) Pienin. — Fragmenta faunistica **21**: 95—114; Warszawa.

MAA, T. (1949): A synopsis of asiatic Siricoidea with notes on certain exotic and fossil forms (Hymenoptera, Symphyta). — Notes Ent. chinoise **13**: 10—189; Changhai.

ROSS, H. (1937): A generic classification of nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). — Illinois biol. Monogr. **15** (2): 7—173; Urbana.

SEMENOV TIAN-SHANSKIJ, A. & V. GUSSAKOVSKIJ (1935): Siricides nouveaux ou peu connus de la faune paléarctique (Hymenoptera). — Annls Soc. ent. Fr. **104**, 117—126.

ZIRNGIEBL, L. (1939): Veränderungen am Flügelgeäder von *Xiphydria prolongata* Geoffr. — Abh. naturw. Ver. Bremen **31**: 106—108; Bremen.

ZOMBORI, L. (1969): The description of a new *Konowia* Brauns, 1884 species from Hungary and some remarks on *Konowia bifurcata* Maa, 1949 (Hymenoptera: Symphyta, Xiphydriidae). — Acta zool. hung. **15**: 247—253; Budapest.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. EWALD JANSEN, Metzgergasse 8, D-7400 Tübigen 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-7400 Tübingen 1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 2 4 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 401	7 S.	Stuttgart, 30. 4. 1987

Zwei für Deutschland neue Zikaden *Japananus hyalinus* und *Calamotettix taeniatus* (Homoptera: Cicadellidae)

Two Cicadellids new for the German Fauna *Japananus hyalinus* and *Calamotettix taeniatus* (Homoptera: Cicadellidae)

Von Friedrich R. Heller, Stuttgart

Mit 11 Abbildungen

Summary

Japananus hyalinus (Osb.) and *Calamotettix taeniatus* (Horv.) are reported as new for the German fauna. The outer appearance and the genitals of the two species are illustrated, and the descriptions are amended. The larva of *Calamotettix taeniatus* is described and figured for the first time. The geographic distribution of the two species is discussed. **New synonyms**: *Japananus meridionalis* Bonfils 1981 = *Japananus hyalinus* (Osborn 1900), — *Paralimnus vestitus* Bonfils 1981 = *Calamotettix taeniatus* (Horváth 1911).

Zusammenfassung

Japananus hyalinus (Osb.) und *Calamotettix taeniatus* (Horv.) werden als Neufunde für die deutsche Zikadenfauna gemeldet. Habitus und Genitalarmaturen der Tiere werden abgebildet und die Beschreibungen ergänzt. Von *Calamotettix taeniatus* wird erstmals die Larve beschrieben und abgebildet. Die geographische Verbreitung beider Arten wird diskutiert. **Neue Synonyme**: *Japananus meridionalis* Bonfils 1981 = *Japananus hyalinus* (Osborn 1900), — Paralimnus vestitus Bonfils 1981 = *Calamotettix taeniatus* (Horváth 1911).

1. Einleitung

Wenn wir für ein verhältnismäßig gut durchforschtes Faunengebiet neue Arten entdekken, müssen wir uns fragen, ob es sich hierbei um Immigranten handelt oder ob wir sogenannte seltene Faunenelemente vor uns haben. Bei der ersteren Gruppe ist zu entscheiden, ob die Immigration durch eine aktive oder durch eine passive Verbreitung dieser Arten ausgelöst wurde; bei der zweiten Gruppe, den sogenannten seltenen Arten, ist herauszufinden, ob ihre Seltenheit auf einer besonderen bio-ökologischen Verhaltensweise

beruht oder ob sie als seltene Faunenelemente in den heute nur noch wenigen naturbelassenen Biotopen — bislang unentdeckt — überleben konnten.

Hier streifen wir einen Punkt, der den Grad der Durchforschung einer Fauna auf eine bestimmte Tiergruppe hin berührt, den wohl eigentlich nur der Spezialist beurteilen kann.

Beide hier behandelten Arten gehören je einer Gruppe an: *Japananus hyalinus* zu den Immigranten, *Calamotettix taeniatus* zu denjenigen seltenen Arten, bei denen der Natur- und Landschaftsschutz ein besonderes Augenmerk auf geplante Biotopveränderungen legen sollte, um ein Aussterben solcher Arten zu verhindern.

Herzlich möchte ich folgenden Herren für Materialausleihe, Fundmeldungen und Übersetzungsarbeiten danken: Dr. Á. Soós (Budapest), Prof. Dr. J. Nast (Warschau) und Dr. B. Herting (Stuttgart).

Abkürzungen: HNHM = Hungarian Natural History Museum (Budapest), *SMNS* = Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

2. Die Arten

2.1. *Japananus hyalinus* (Osborn 1900) (Abb. 9)

= *Platymetopius cinctus* Matsumura 1914
= *Japananus meridionalis* Bonfils 1981 **nov. syn.**

Gesamtlänge ♂: 4,0—4,5 mm, ♀: 5,5—6,5 mm. Scheitel auffällig spitzwinkelig vorgezogen, beim ♀ immer viel länger als beim ♂; die Scheitelmitte mit einem Längseindruck bis kurz vor die Spitze. Die Grundfärbung ist grünlichgelb mit verschwommener rauchgrauer Zeichnung auf dem Vorderkörper. Die Elytren sind durchscheinend, beim ♀ gelb, beim ♂ eher weißlich mit rauchbrauner Zeichnung. Bei stark gefärbten Tieren erkennt man drei Querbinden. Auffällig dunkel gezeichnet sind die Umrandung der Clavalader-Enden (besonders beim ♀ erscheint hier ein milchigweißer Augenfleck) sowie die Clavus-Spitzen und die Enden der Quernerven in der apikalen Hälfte am Costal-Rand. Durch die braune Umrandung der Quer- und Apikal-Adern bilden sich an der Basis der Apikal-Zellen ebenfalls 2 milchigweiße Flecke. Unterseite: Gesicht gelb, die äußeren Wangenränder leicht angeraucht oder etwas transparent, Brust und Abdomen +/− geschwärzt. Beim ♀ sind das Abdomen ventral und das Genitalsegment mehr weißlich; die Legeröhre (mit Ausnahme der Spitze) und ein kommaförmiger Längsstrich am Pygophor sind schwarz.

Genitalien: Wie sich gezeigt hat, sind die männlichen Genitalarmaturen bei Tieren aus Amerika, Japan und Europa völlig gleich und die individuelle Variationsbreite verschiedener Populationen verhältnismäßig gering. In Abb. 1—3 bringe ich die Genitalarmaturen der Tiere von Stuttgart. Das 7. Sternit der Weibchen ist lang, zungenförmig vorgezogen mit konkaven Seitenrändern und reicht bis über die Hälfte des Pygophors.

Material

Stuttgart-Hofen, Max-Eyth-See, an *Acer campestre* (Feld-Ahorn), 1 ♂, 17. X. 1984; 2 Larven (L4) 5. VIII. 1985. — Stuttgart, Rosensteinpark, Bahndamm Nähe Nordbahnhof, an *Acer pseudoplatanus* (Berg-Ahorn), 2 ♀♀ (1 davon frisch geschlüpft), 13. VIII. 1985. Alle Tiere leg. Heller, SMNS.

Diskussion

Schon der Titel der Erstbeschreibung: „A neglected *Platymetopius*" weist auf eine Besonderheit hin und in seinen Schlußbemerkungen bekräftigt Osborn (1900: 501) die

Vermutung des Sammlers der Tiere, daß es sich um eine mit einem exotischen Ahorn nach Nordamerika, Washington, eingeschleppte Art handle. Erst 14 Jahre später wird sie in ihrem Ursprungsland Japan entdeckt und von MATSUMURA (1914) als *Platymetopius cinctus* beschrieben. DICKERSON & WEISS (1919) bringen weitere Fundmeldungen aus dem nordamerikanischen Bundesstaat New Jersey, nennen als Futterpflanze *Acer platanoides* var. *globosum* (Spitz-Ahorn), stellen die Ei-Überwinterung fest und beschreiben alle 5 Larvenstadien. OMAN erkennt 1931 die Synonymie mit *P. cinctus* Mats. und BALL errichtet im selben Jahr für *P. hyalinus* Osb. die neue Gattung *Japananus*. Inzwischen ist die Art in der nearktischen Region weit verbreitet. In Europa wurde *J. hyalinus* das erstemal 1942 in Österreich bei Graz gefunden (WAGNER & FRANZ 1961). Im gleichen Jahr meldet DLABOLA Funde aus Rumänien. In Südfrankreich (Toulouse) wird die Art 1975 an Leimringen von Obstbäumen erbeutet und gleich als neue Art unter dem Namen *J. meridionalis* beschrieben (BONFILS 1981). Zu dieser Beschreibung lagen nur Männchen vor, die immer einen viel kürzeren Scheitel als die Weibchen haben. Die Genitalarmaturen stimmen mit *J. hyalinus* genau überein. LAUTERER meldet 1980 und 1984 Funde für die Tschechoslowakei und zeigt in der letztgenannten Arbeit sehr schön die Variationsbreite des Scheitels dieser Art. Auch er ist der Meinung (1985 in litteris), daß *J. meridionalis* konspezifisch mit *J. hyalinus* ist.

Eine zweite Art, *Japananus aceri* (Mats. 1914), ist in Japan und im maritimen Territorium der USSR verbreitet.

2.2. *Calamotettix taeniatus* (Horváth 1911) (Abb. 10—11)

= *Paralimnus vestitus* Bonfils 1981 **nov. syn.**

Die Art wurde von HORVÁTH so gut und deutlich beschrieben, daß ich hier in Übersetzung seine Originaldiagnose bringe:

„*Paramesus taenitatus* n. sp.

Länglich grauweiß, oberseits mit schmalen mennigfarbenen Streifen geschmückt. Die Länge des Scheitels um ca. ⅖ kürzer als seine basale Breite zwischen den Augen, in der Mitte um ¼ länger als an den Seiten, mit einer vorderen schwarzen Randlinie und 2 mittleren mennigfarbenen Streifen, die nach vorn leicht konvergieren. Stirn etwa gleich lang wie ihre obere Breite, nach unten stark verengt, an den Seiten gerade, mit einer oberen schwarzen Randlinie, die die weiße Scheitelrandlinie trennt; eine breite obere Binde zwischen den Augen ist rötlich. Clypeus zweimal länger als breit. Pronotum 2¼mal breiter als lang, um die Hälfte länger als der Scheitel und mit 4 mennigfarbenen Längsstreifen. Scutellum mit 2 mennigfarbenen Streifen, die mit den mittleren Streifen des Pronotums verbunden sind. Die Elytren überragen die Spitze des Abdomens ein wenig; sie sind schwach durchscheinend, im Corium mit drei mennigfarbenen Längsstreifen; ein orangefarbener Streifen in der Mitte des Coriums ist hinten abgekürzt. Unterseite des Körpers und die Beine blaß rötlichgelb. Vordertibien am Außenrand mit einer Reihe von Borsten, Hintertibien ebenda schwarz punktiert. Oberseite des Abdomens schwarz, die Seiten ausgenommen. Das letzte Ventralsegment so lang wie das vorletzte, hinten etwas abgestutzt und beiderseits nahe der Mitte schmal ausgebuchtet; das mittlere Läppchen zwischen den beiden Einschnitten ist stumpf abgerundet. Legeröhre etwa 4mal so lang als das letzte Sternit, die Spitze wenig sichtbar, die Lateralvalven langbeborstet. ♀ Länge 6 mm. Ungarn: Kis-Balaton, an sumpfigem Platz. Die Art unterscheidet sich sehr von ihren Gattungsgenossen durch die schmalere Gestalt, den oberseits rotgestreiften Körper und die nicht schwarz gezeichnete Stirn und Ventralseite."

Was die Färbung betrifft, möchte ich folgendes bemerken: Die bläulich-grauweiße Grundfärbung der Tiere entsteht durch das Durchscheinen der schwarzen Körperobersei-

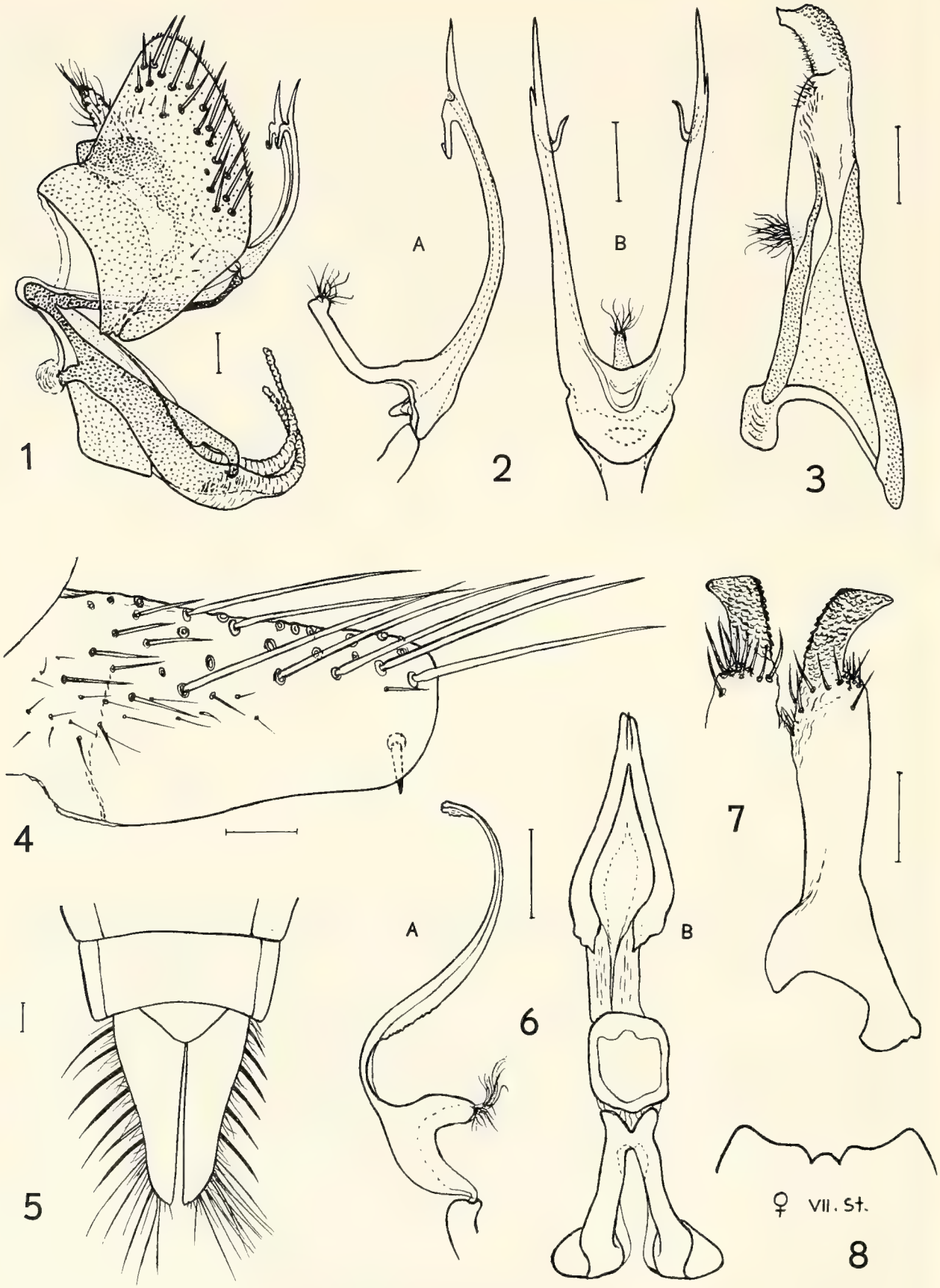


Abb. 1—3. *Japananus hyalinus*. — Genitalsegment ♂ lateral, — 2. Aedeagus: A lateral, B caudal mit Konnektiv; — 3. Griffel dorsal.

Abb. 4—8. *Calamotettix taeniatus*. — 4. Pygophor ♂ lateral, — 5. Genitalsegment ♂ ventral, — 6. Aedeagus: A lateral, B ventral; — 7. Griffel dorsal, — 8. ♀, VII. Sternit. — Maßstäbe 0,1 mm.

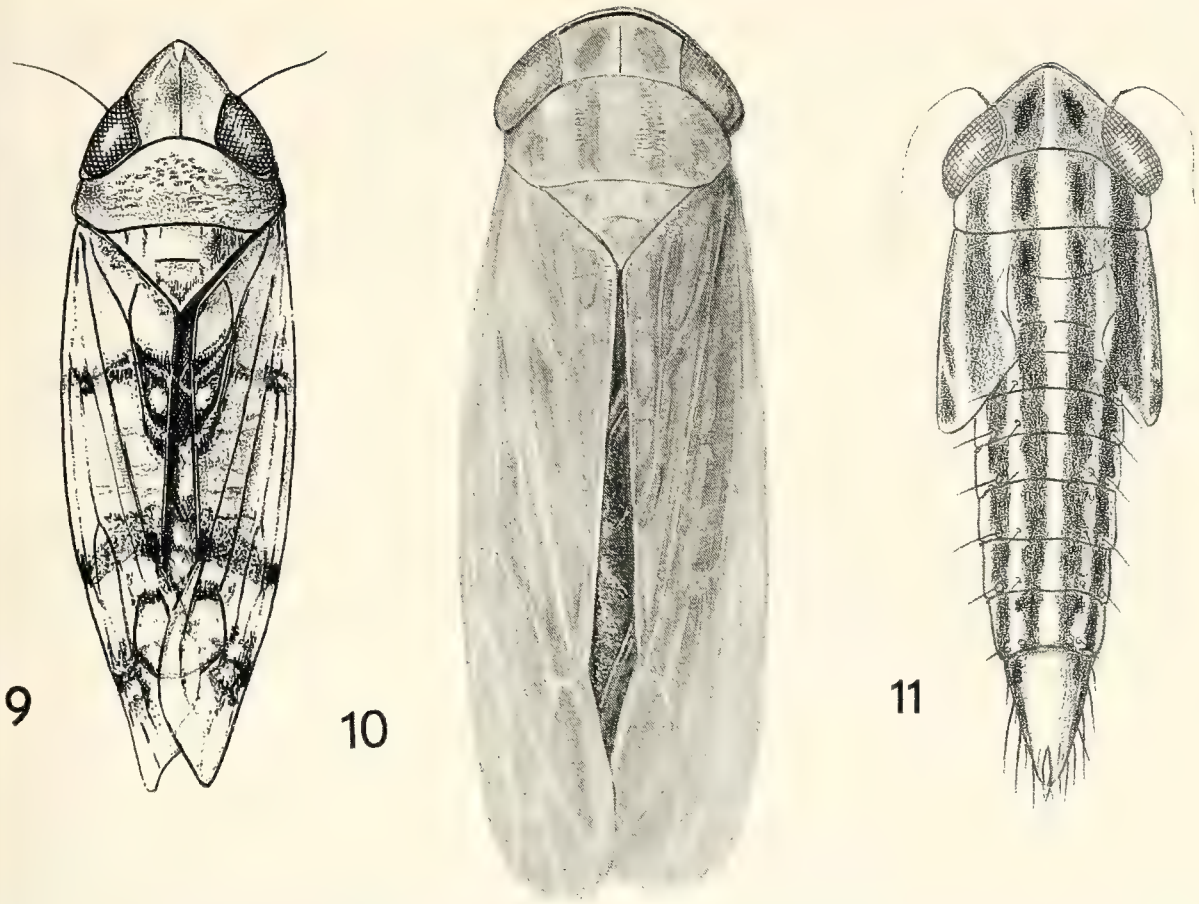


Abb. 9—11. Habitusdarstellungen von Tieren aus Württemberg. — 9. *Japananus hyalinus*, Imago; — 10. *Calamotettix taeniatus*, Imago; — 11. *C. taeniatus*, Larve.

te durch die etwas milchigen Flügel und Elytren. Auf diesen kann die orange- oder mennigfarbene Zeichnung sehr stark verblassen; auf Scheitel und Pronotum ist sie immer deutlich und mehr rötlich. Die Unterseite bei allen Tieren aus Baden-Württemberg ist weiß und häufig mit zitronengelbem Anflug, besonders in der unteren Gesichtshälfte und an den Seiten des Abdomens beim Männchen. Die Länge der Männchen beträgt 4,8 mm, die der Weibchen genau 6,0 mm.

Genitalien (Abb. 4—8): Die hier abgebildeten Genitalien von Tieren aus Baden-Württemberg stimmen genau überein mit Tieren aus Ungarn, Rumänien und Rußland und mit den Abbildungen bei Bonfils (1981) für „*Paralimnus vestitus*" aus Südfrankreich. Die apikal gestutzten Griffel (Abb. 7) unterscheiden *C. taeniatus* genitalmäßig deutlich von den anderen 5 Arten der Gattung, bei denen die Griffel mehr oder weniger lang zugespitzt und rechtwinkelig abgebogen sind.

Beschreibung der Larve (L5)

Gesamtlänge des getrockneten Tieres[1]): 4,5 mm; Grundfärbung gelblichweiß mit graugockerfarbener Längsstreifung. Der Scheitel der Larve ist nicht wie bei den Imagines breit abgerundet, sondern rechtwinkelig vorgezogen und etwas länger als das Pronotum (Abb. 11). Die orangefarbene Zeichnung auf Scheitel und Pronotum gleicht derjenigen auf der Imago; auch ist die beinweiße, beiderseits schwarzgesäumte Querbinde am Vorder-

[1]) Bei in Glyzerin aufbewahrten Larven ist die Zeichnung und Färbung nach 3 Jahren kaum noch erkennbar.

rand des Scheitels vorhanden. Die 4fache Längsstreifung vom Pronotum setzt sich über das ganze Tier fort; auf den Flügelscheiden etwas heller und verbreitert, auf dem Abdomen dunkler und scharf begrenzt. Jedes Dorsalsegment trägt seitlich 2 weiße Borsten; sie entspringen weißen Punkten in der Längsstreifung, die sich seitlich auch auf dem Genitalsegment fortsetzt. Das Gesicht ist ebenfalls ähnlich wie bei den Imagines gefärbt, nur das Querband unter den Augen und eine Bogenlinie im unteren Gesichtsdrittel sind nicht zitronengelb, sondern ockerfarben. Die Unterseite ist weiß, die Basis der Dornen an den Hintertibien trägt schon schwarze Punkte.

Material

Ungarn, Kis-Balaton, 30. VII., leg. Horváth, Holotypus ♀[2]), HNHM. — Boj, „fénycsapda" = Lichtfang, 1 ♂, 3. VII. 1967, HNHM.

SW-Deutschland, Vaihingen-Horrheim, 1 km E im Feuchtgebiet „Unterer See", an *Phragmites communis* (Schilf), 1 ♀, 9. VIII. 1982; 3 Larven (L3, L4), 7. VI. 1983 (eine Larve ist parasitiert); 2 ♂♂, 2 ♀♀, 1 Larve (L5) 14. VII. 1983. 1 ♀ und 1 Larve leg. Bretzendorffer; alle anderen Tiere leg. Heller, SMNS. — Konstanz, Universität, Senkermoos, 1 ♀, 12.—14. VIII. 1986, an Schilf, leg. Heller, SMNS.

Diskussion

Die Seltenheit dieser Art scheint durch ein besonderes bio-ökologisches Verhalten begründet zu sein, wobei meines Erachtens bestimmte Dormanzformen eine nicht unbedeutende Rolle spielen. Die Eiüberwinterung dürfte durch die jahreszeitlich späten Junglarven-Funde jetzt bestätigt sein. Die Bemerkung in Horváths Erstbeschreibung „an sumpfigem Platz" und meine Beobachtungen beim Sammeln über die Beschaffenheit der Biotope (auch in größeren Schilfgebieten), lassen mich vermuten, daß die Tiere nur außerhalb der Überschwemmungszonen in den Schilfgebieten vorkommen. Dies dürfte auch im Zusammenhang mit der Eiablage und der Überwinterung der Eier stehen.

Sollten in Horrheim, im Feuchtgebiet „Unterer See" die Schilfzonen wie geplant künstlich unter Wasser gesetzt werden, so ist zu befürchten, daß diese äußerst seltene Zikadenart dort vernichtet wird.

Daß in einigen größeren, alten Schilfgebieten die Tiere nicht gefunden wurden, kann auf das frühere Abbrennen dieser Schilfzonen zurückzuführen sein, da Schilf in der Bau- und Landwirtschaft stark genutzt wurde.

Bemerkungen zur geographischen Verbreitung und Bibliographie

Da Nachforschungen im Zoological Record für die Zeit von 1960—1980 für diese Art keine Nachweise erbrachten — die betreffenden Arbeiten sind nicht gattungs- und artmäßig ausgewertet — bat ich Herrn Prof. Dr. Nast in Warschau um Auskunft. Ich zitiere hier seine Meldungen im Originaltext:

---

[2]) Dem Tier fehlt das Ende der linken Flügeldecke. Es ist mit einer Minutie genadelt und steckt auf einem großen Markklötzchen. Etikettierung:

1. Ein weißes Etikett (ca. 4×18 mm) mit schwarzem Aufdruck: „Kis-Balaton, Horváth 909"; auf der Rückseite handschriftlich: „30. 7.".
2. Ein weißes Etikett mit roter Umrandung (welche linksseitig und unten breiter ist) mit der Aufschrift: „holotypus *Paramesus taeniatus* Horv." Das rotgedruckte Wort „typus" ist vorn mit dem handgeschriebenen Zusatz (schwarz) „holo" ergänzt worden und der Name ist in Blockschrift mit schwarzer Tusche geschrieben.

„Außer Ungarn (HORVÁTH 1911) war die Art noch aus folgenden Gegenden angeführt:
Ukraine: LOGVINENKO (1957a: 61) als *Paramesus* ; LOGVINENKO (1957b: 202) als *Paramesus*; TALICKIJ & LOGVINENKO (1966: 260) als *Calamotettix*.
Südwesten von der europäischen UdSSR (vielleicht Ukraine): EMELJANOV (1964: 423) als *Paramesus*.
Moldau: TALICKIJ & LOGVINENKO (1966: 260 + Abbildungen) als *Calamotettix*.
Rumänien: CANTOREANU (1968) als *Paramesus*; LAUTERER (1980: 137) als *Calamotettix*.
Süd-Rußland (niedere Wolga): VILBASTE (1980) als *Calamotettix*.
Slowakei: LAUTERER (1980: 137) als *Calamotettix* (neu für die Tschechoslowakei)."

Die von NAST gemeldete Literatur hierzu erscheint im Literaturverzeichnis.

3. Literatur

BALL, E. D. (1931): Some new North American genera and species in the group formerly called *Plathymetopius* (Rhynchota, Homoptera). — Canad. Ent. **63**: 216—222; Guelp. Ont.

BONFILS, J. (1981): Description d'espèces nouvelles de Cicadellidae récoltées dans le Midi de France et en Corse (Hom.). — Bull. Soc. ent. Fr. **86**: 298—307; Paris.

CANTOREANU, M. (1968): Specii de Cicadina (Homopt. Auchenorrh.) noi pentru fauna Romaniei. — Studii Cer. Biol. (Ser.Zool.) **20**: 7—9; Bucuresti. [in rumänisch]

DICKERSON, E. L. & H. B. WEISS (1919): The life history and early stages of *Platymetopius hyalinus* Osb., a japanese maple leaf-hopper in New Jersey. — Ann. ent. Soc. Am. **12**: 369—372; Columbus (Ohio).

DLABOLA, J. (1961): Neue und bisher unbeschriebene Zikaden-Arten aus Rumänien und Italien (Hom., Auchenorrh.). — Acta Soc. ent. čechosl. **58**: 310—323; Prag.

EMELJANOV, E. F. (1964): Podotryad Cicadinea (Auchenorrhyncha). — *In*: „Opredelitel nasekomykh europyskoy Chasti SSSR v pjati tomakh". **1**: 337—437; Moskva-Leningrad. [in russisch]

HORVÁTH, G. (1911): Hemiptera nova vel minus cognita e regione palaearctica. II. — Ann. Mus. nat. hungarici **9**: 573—610; Budapest.

LAUTERER, P. (1980): New and interesting records of leafhoppers from Czechoslovakia (Homopt. Auchenorrhyncha). — Acta Mus. moraviae **65**: 117—140; Brno.

— (1984): New and interesting records of leafhoppers from Czechoslovakia (Homopt. Auchenorrhyncha) II. — Acta Mus. moraviae **69**: 143—162; Brno.

LOGVINENKO, V. M. (1957a): Fauna cykadok (Jassidae) Livoberežnoi Ukrainy. — Trudy Inst. Zool. **14**: 57—64; Leningrad.

— (1957b): Novy dany pro fauna cykadok Livoberežnoi Ukrainy. — Dopov. Akad. Nauk. ukr. RSR **1957**: 200—203; Kiev.

MATSUMURA, S. (1914): Die Jassinen und einige neue Acocephalinen Japans. — J. Coll. Agric. Hokkaido imp. Univ. **5**: 165—240; Sapporo.

METCALF, Z. P. (1967): Cicadelloidea, Euscelidae. — *In*: Z. P. METCALF (ed.): General Catalogue of the Homoptera **6** (10/2): 1078—2074; Washington.

NAST, J. (1972): Palaearctic Auchenorrhyncha (Homoptera), an annotated check list. — Polish scientific Publishers **1972**: 1—550; Warszawa.

OMAN, P. W. (1931): New Jassinae, with notes on other species (Homoptera, Cicadellidae). — Wash. Acad. Sci. J. **21**: 430—436; Washington.

OSBORN, H. (1900): A neglected *Platymetopius*. — Ent. News **11**: 501—502; Philadelphia.

TALICKIJ, V. J. & V. N. LOGVINENKO (1966): Survey of cicadidfauna (Homopt. Cicadinea) of Moldavia. – Trudy moldav. nauchno-issled. Inst. Sadov. Vinogr. Vinod. (Ent.) **13**: 231—269; Kishinev. [in russisch]

VILBASTE, J. (1980): Homoptera Cicadinea of Tuva. 1—219; Tallin. [in russisch]

WAGNER, W. & H. FRANZ (1961): Überfamilie Auchenorrhyncha (Zikaden). — *In*: H. FRANZ (Hrsg.): Die Nordost-Alpen im Spiegel der Landtierwelt **2**: 1—992 (73—180); Innsbruck.

Anschrift des Verfassers:

FRIEDRICH R. HELLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-7400 Tübingen 1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

MAY 2 4 1988
LIBRARIES

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 402	11 S.	Stuttgart, 15. 5. 1987

Praomys misonnei, a New Species of Muridae from Eastern Zaïre (Mammalia)

By Erik Van der Straeten, Antwerpen, and Fritz Dieterlen, Stuttgart

With 4 figures and 4 tables

Summary

A new species of *Praomys* from Zaïre, *P. misonnei* **spec. nov.**, is described. *P. misonnei*, a member of the *P. tullbergi*-complex, is most closely related to *P. tullbergi* and *P. rostratus*. The new species is compared, with other *Praomys*-species and with most of the type specimens, by statistical analysis.

Zusammenfassung

Eine neue *Praomys*-Art aus Zaïre , *P. misonnei* **spec. nov.** wird beschrieben. Sie gehört zur *Praomys-tullbergi*-Gruppe und steht dort *P. tullbergi* und *P. rostratus* am nächsten. Die neue Art wird mit anderen *Praomys*-Arten und den meisten Typusexemplaren durch statistische Analyse verglichen.

1. Introduction

In the past several authors have drawn attention to the differences between *Praomys tullbergi* and *Praomys jacksoni*, or what could be called more generally a *tullbergi*-form and a *jacksoni*-form. Some of them even mentioned the distinguishing characters between both forms: Allen & Loveridge (1933), Hatt (1940a, b) who noticed that both forms were present in Zaïre, Petter (1965, 1975) and Eisentraut (1970). Hatt (1940a, b) recognized the east african forms *jacksoni*, *montis*, *octomastis*, *peromyscus* and the central african *minor* as belonging to the *jacksoni*-group. *Praomys viator* is also a member of the *jacksoni*-form (Rosevear, 1969). *Praomys lukolelae* is considered by Hatt (1940b) as distinct and a representative of the *tullbergi*-form, and Eisentraut (1970) mentioned that *P. morio* and *P. hartwigi* are related to *tullbergi*. Also *P. rostratus* belongs to the *tullbergi*-group.

For Hollister (1919) the east african *Praomys* species are still subspecies of *tullbergi*. Allen & Loveridge (1933) remarked that the east african forms were a distinct species *jacksoni* and not a subspecies of *tullbergi*. At the moment it is generally accepted that *P.*

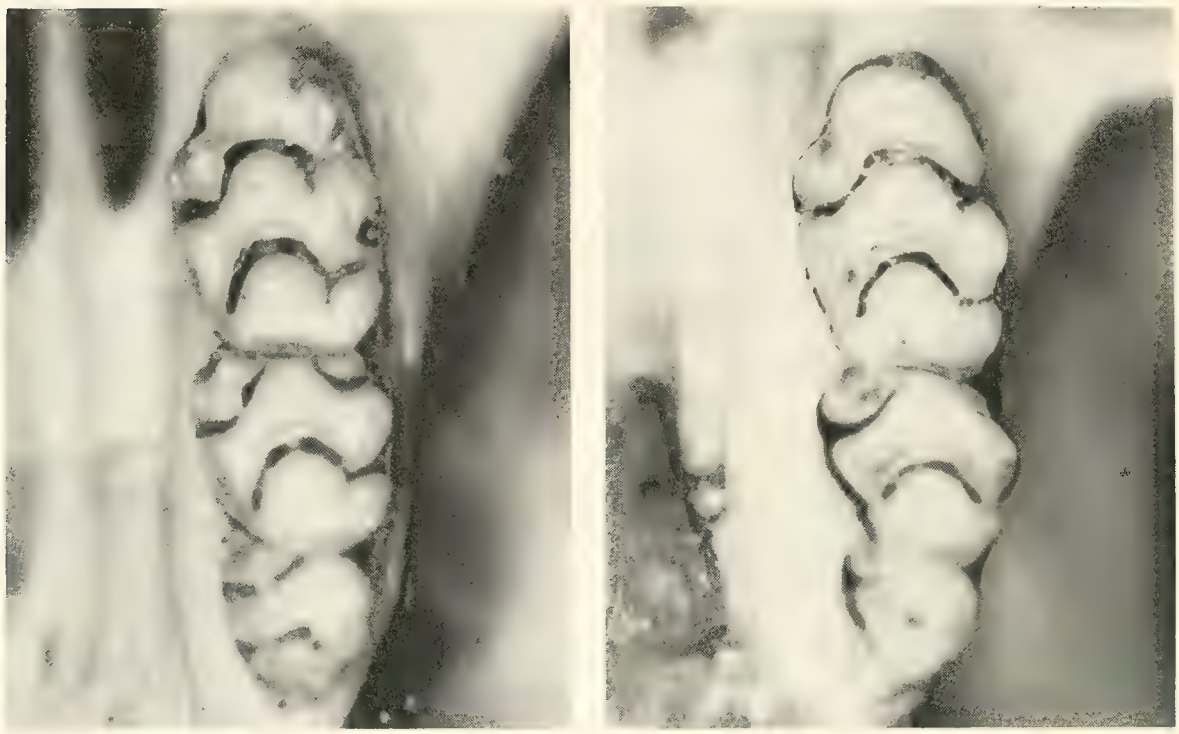


Fig. 1. Left upper molar row of *Praomys jacksoni* (SMNS 10.462) (left) and *P. misonnei* spec. nov. (SMNS 10.552, paratype) (right) both from Irangi (photograph J. Terryn).

Fig. 2. Skull in dorsal view of *Praomys jacksoni* (SMNS 10.462) (left) and *P. misonnei* spec. nov. (SMNS 10.552, paratype) (right) (photograph J. Terryn).

jacksoni occurs in East and Central Africa, while *P. tullbergi* is the typical species of West Africa. Both *P. tullbergi* and *P. jacksoni* occur together in Nigeria, Cameroun, Central African Republic, Gabon, Congo and Western Zaïre (Lukolela): KINGDON (1974), MISONNE (1974), DELANY (1975), CORBET & HILL (1980), and HONACKI et alii (1982). Although ROSEVEAR (1969) remarks, while discussing the status of *tullbergi*: "It is widespread throughout the forest belt and some of the Guinea woodlands from the Gambia River to Western Cameroun. The full extent of its range elsewhere is not clear owing to the confusion in taxonomic literature." This last remark is surely true, in literature as in museums the specimens assigned to the names *tullbergi*, *jacksoni* and *morio* are confused.

The *jacksoni*-form has the outer cusp of the first transverse lamina (t3) in the upper M^1 well developed (fig. 1); the supraorbital-temporal ridges are moderately or strongly raised as beads and the frontal region is cuneate (fig. 2). In the *tullbergi*-form the t3 of M^1 is obsolete or difficult to detect (fig. 1). The *tullbergi*-specimens are also characterized by having weak supra-orbital ridges, not at all raised and the interorbital constriction is smooth and has a slightly amphoral pattern (fig. 2).

For the canonical analysis we used the method of SEAL (1964) further adapted by HEBRANT (1974). This analysis maximizes the between-groups-variation in relation to the within-groups-variation. The original variables (here these are the skull measurements) are transformed to a new set of canonical variables. Therefore eigenvalues and eigenvectors are calculated. This permits representation of the specimens and of the group-centroids. For a specimen each original variable (measurement) is multiplied by its corresponding coefficient of the eigenvector (see table 3 or 4) and the obtained values are added up. This must be done for all specimens in each of the canonical variates. Now, using the obtained values, each specimen can be plotted in a diagram of canonical variates represented as an abscissa or an ordinate. In our problem there are three groups and two canonical variates. This means that only one diagram can be drawn (see fig. 3 or 4). In order to simplify the diagrams, only the canonical means (= centroids) and the most extreme values of each cluster of points are indicated.

Studying an extensive *Praomys* collection made by DIETERLEN between 1963—74 in Eastern Zaïre we found that both, the *tullbergi*-form and the *jacksoni*-form were present in Irangi (1°54′S; 28°27′E, 850 m, tropical rain forest). The comparison of the "*tullbergi*" specimens from Irangi with the *P. tullbergi* from West-Africa and with the different *Praomys* type specimen led to the conclusion that the specimens from Irangi belong to a new and undescribed species. We name this new species in honour of our colleague Dr. X. MISONNE (Brussels), who contributed a lot to the knowledge of mammals, particularly Muridae.

2. Description of *Praomys misonnei* spec. nov.

Holotype: ♂ adult, skin and skull, SMNS 10.555, original No D 8231, from Irangi (Kivu) Zaïre, collected on the 12th August 1966 by DIETERLEN. In the collections of the "Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart".

Paratypes: All adult specimens from Irangi, Zaïre, with skin and skull, collected by DIETERLEN in the collections of the "Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart" (SMNS numbers):

10.460, ♀, 04. 06. 1966;	10.494, ♂, 09. 06. 1966;
10.504, ♀, 11. 06. 1966;	10.505, ♀, 11. 06. 1966;
10.507, ♀, 12. 06. 1966;	10.511, ♀, 14. 06. 1966;
10.518, ♀, 15. 06. 1966;	10.549, ♀, 10. 08. 1966;
10.552, ♂, 11. 08. 1966;	10.554, ♀, 12. 08. 1966;
10.562, ♀, 05. 10. 1966;	10.565, ♂, 07. 10. 1966;
10.595, ♀, 26. 11. 1966;	10.601, ♂, 28. 11. 1966;
10.609, ♂, 26. 01. 1967;	10.613, ♂, 30. 01. 1967;
10.617, ♂, 31. 01. 1967;	10.621, ♀, 01. 02. 1967;
10.623, ♀, 02. 02. 1967;	10.631, ♀, 03. 04. 1967;

10.632, ♀, 04. 04. 1967;	10.647, ♂, 10. 04. 1967;
10.650, ♀, 07. 06. 1967;	10.659, ♀, 10. 06. 1967;
10.670, ♂, 13. 06. 1967;	20.449, ♀, 07. 09. 1971;
20.511, ♂, 17. 03. 1972;	20.526, ♂, 10. 05. 1972;
20.537, ♀, 01. 06. 1972;	20.541, ♂, 13. 06. 1972;
20.570, ♀, 22. 08. 1972;	20.621, ♂, 04. 11. 1972.

Distribution: All the known specimens were captured in Irangi (Zaïre, 850 m), tropical rain forest, where this species seems to be less abundant than *Praomys jacksoni*. Most probably the distribution area will increase after an accurate examination of all museum material from the central african rain forest. *Praomys misonnei* was not found on height in Lwiro (savanna with rests of forest), Tshibati (limit of mountain forest) and Kahuzi (mountain forest, afroalpine zone), three localities where lots of *Praomys* were captured. We have no information on the habitat preferences of *P. misonnei* as it was captured, within the Irangi region, in the same localities and habitats as *P. jacksoni*.

Description: *Praomys misonnei* spec. nov. has the typical *Praomys*-colour and cannot be distinguished from *P. jacksoni* or *P. tullbergi* on pelage-characters. The general texture of the pelage is soft, there is no underfur. The belly is greyish, the top of each hair is white, the basis has a grey colouration. The dorsal colour is variable. The dorsal colour of the young specimens is dark grey and the very old specimens are more rufous coloured. It is known that in *Praomys* a certain degree of rufous colouring develops with increasing age. The dorsal hairs of the mid back are 9—10 mm. The colour of the dorsal pelage is darker and less rufous than in *P. jacksoni* and this can also be seen in older specimens. Palatal ridges 2+7, as in *P. tullbergi*.

The supra orbital ridges, the interorbital constriction and the t3 on M^1 are as in *P. tullbergi*. The anterior palatal foramina up to the front edge of the first root of M^1, very rarely beyond the front edge (while in *P. jacksoni* the anterior palatal foramina are reaching mostly just between the molar rows). The palatine reaches forward well into M^1. There is always a t3 on M^2. For measurements of the type and all paratypes see table 1.

For comparative measurements of *P. jacksoni* from Irangi and *P. tullbergi* from West Africa see table 2. The most distinguishing measurements between *P. misonnei* and *P. jacksoni* are breadth of M^1 and the interorbital breadth. When comparing *P. misonnei* with *P. tullbergi* we find highly significant differences for ten skull measurements. *Praomys tullbergi* is highly significantly bigger than *P. misonnei* for PAF, ZYPL, BNAS, ROM, and highly significantly smaller for UPTE, UPDE, M^1, LOTE, BUL, and BRCA. The new species is also highly significantly smaller than *Praomys rostratus* and this for all measurements with the exception of CHOA and BUL. We could not find a sexual dimorphism.

3. Canonical analysis of the craniometrical data

In order to demonstrate the differences between *P. jacksoni* from Irangi (here considered as typical *P. jacksoni*), *P. tullbergi* from Ivory Coast (considered to be typical *P. tullbergi*; see Van der Straeten & Verheyen 1981) and *P. misonnei* spec. nov. we elaborated different canonical analyses. We will treat here two of them. On the graphical presentation of these canonical analyses we plotted also the different *Praomys* type specimens. The type specimens of those species who are, on external or teeth and skull characters, clearly different from what we described in the introduction as a *jacksoni*-form or a *tullbergi*-form are not represented in the figure 3 and 4, with the exception of *P. melanotus* as this is the only type specimen that lies within the delimitation of *P. misonnei*.

Table 1. *Praomys misonnei* spec. nov. — Measurements [mm] of adults, number of specimens, mean, range and standard deviation are given from left to right. For more information about the measurements we refer to VAN DER STRAETEN & VAN DER STRAETEN-HARRIE (1977). The external measurements are those shown on the museum labels.

Symbol	Description	holo-type			
HB	Head and body length	108,0	33;	112,0 (89,0 –123,0)	7,4
TL	Length of tail	139,0	32;	141,3 (113,0 –163,0)	9,5
HL+N	Length of hind foot + nail	25,0	31;	24,4 (21,0 – 25,5)	0,9
EL	Length of ear	19,0	30;	18,5 (16,0 – 21,0)	1,1
GRLE	Greatest length of skull	29,65	33;	31,01 (29,20– 32,35)	0,88
PRCO	Prosthion-condylion	26,95	33;	28,24 (26,50– 29,70)	0,95
HEBA	Henselion-basion	22,55	33;	24,09 (22,50– 25,70)	0,91
HEPA	Henselion-palation	13,15	33;	13,57 (12,60– 14,70)	0,46
PAF	Length of palatal foramina	6,10	33;	6,46 (5,90– 7,15)	0,28
DIA1	Length of diastema	8,05	33;	8,64 (8,00– 9,55)	0,43
DIA2	Distance between the anterior border of the alveole of M^1 and the edge of upper incisor	8,55	33;	9,24 (8,30– 10,60)	0,59
INT	Interorbital breadth	4,65	33;	4,65 (4,40– 4,95)	0,14
ZYG	Zygomatic breadth on the zygomatic process of the squamosum	13,65	33;	14,21 (13,50– 15,15)	0,48
PAL	Palate breadth between M^1	2,95	33;	2,99 (2,80– 3,30)	0,12
UPTE	Length of upper cheekteeth	4,85	33;	5,01 (4,70– 5,35)	0,17
UPDE	Breadth of upper dental arch	6,00	33;	5,98 (5,60– 6,30)	0,17
M^1	Breadth of M^1	1,45	33;	1,43 (1,35– 1,50)	0,04
ZYPL	Breadth of zygomatic plate	3,05	33;	3,28 (2,95– 3,60)	0,16
BNAS	Greatest breadth of nasals	2,85	33;	3,08 (2,80– 3,50)	0,19
LNAS	Greatest length of nasals	11,20	33;	11,79 (10,85– 12,70)	0,52
LOTE	Length of lower cheekteeth	4,70	33;	4,69 (4,50– 5,00)	0,12
CHOA	Breadth of choanae	1,60	33;	1,55 (1,20– 1,95)	0,14
BUL	Length of auditory bulla	4,30	33;	4,49 (4,20– 4,90)	0,13
BRCA	Braincase breadth	12,10	33;	12,44 (11,85– 13,00)	0,34
DIN	Depth of incisors	1,45	33;	1,46 (1,30– 1,65)	0,08
ROH	Rostrum height at anterior border of M^1	6,30	33;	6,65 (6,00– 7,20)	0,28
ROB	Rostrum breadth at anterior border of zygomatic plate	4,85	33;	4,94 (4,55– 5,35)	0,21
PCPA	Distance between the extreme points of processus condylicus and processus angularis	8,10	28;	8,77 (8,10– 9,20)	0,32

Table 2. *Praomys tullbergi* (from Ivory Coast) and *P. jacksoni* (from Irangi). — Measurements [mm] of adults. For further details see table 1.

Symbol	*P. tullbergi* (West-Africa)			*P. jacksoni* (Irangi)		
HB	35;	104,0 (86,0 –115,0)	5,7	88;	115,4 (94,0 –131,0)	7,4
TL	33;	129,7 (119,0 –144,0)	6,5	82;	146,9 (125,0 –168,0)	10,7
HL+N	35;	24,1 (22,2 – 25,9)	0,7	88;	25,0 (22,0 – 28,0)	1,2
EL	35;	14,9 (10,9 – 17,6)	1,3	80;	18,4 (15,0 – 22,0)	1,1
GRLE	35;	31,20 (29,20– 34,00)	1,13	89;	30,99 (28,10– 34,20)	1,06
PRCO	35;	28,36 (26,45– 31,50)	1,16	88;	28,47 (26,10– 31,75)	1,08
HEBA	35;	24,18 (22,50– 27,00)	1,05	88;	24,35 (22,00– 26,90)	1,00
HEPA	35;	13,70 (12,60– 15,50)	0,61	88;	13,61 (12,35– 14,90)	0,53
PAF	35;	6,75 (6,10– 7,35)	0,34	87;	6,93 (5,75– 8,10)	0,51
DIA1	35;	8,88 (8,05– 10,35)	0,49	87;	8,53 (7,35– 9,30)	0,45
DIA2	15;	9,13 (8,00– 10,20)	0,62	87;	9,33 (8,15– 10,55)	0,58
INT	34;	4,69 (4,45– 5,10)	0,16	87;	4,88 (4,45– 5,35)	0,20
ZYG	34;	14,12 (13,15– 15,35)	0,50	86;	14,68 (13,30– 16,10)	0,54
PAL	35;	2,97 (2,75– 3,40)	0,14	87;	3,04 (2,70– 3,45)	0,17
UPTE	35;	4,86 (4,40– 5,30)	0,22	87;	4,97 (4,55– 5,50)	0,19
UPDE	35;	5,80 (5,45– 6,45)	0,21	87;	6,13 (5,75– 6,65)	0,21
M^1	35;	1,40 (1,30– 1,50)	0,06	89;	1,51 (1,45– 1,65)	0,05
ZYPL	34;	3,43 (2,95– 4,10)	0,25	87;	3,07 (2,55– 3,50)	0,19
BNAS	35;	3,37 (2,90– 3,75)	0,20	87;	3,30 (2,80– 3,90)	0,21
LNAS	34;	11,95 (10,30– 13,45)	0,67	87;	11,79 (10,35– 13,30)	0,56
LOTE	35;	4,57 (4,15– 4,95)	0,17	88;	4,67 (4,35– 5,10)	0,18
CHOA	33;	1,44 (1,20– 1,70)	0,14	87;	1,39 (1,00– 1,80)	0,16
BUL	33;	4,36 (4,10– 4,60)	0,12	82;	4,53 (4,10– 4,85)	0,16
BRCA	35;	12,21 (11,65– 13,10)	0,30	86;	12,55 (11,50– 13,45)	0,31
DIN	11;	1,52 (1,35– 1,65)	0,08	87;	1,52 (1,25– 1,80)	0,11
ROH	35;	6,97 (6,35– 7,90)	0,35	87;	6,86 (5,80– 7,70)	0,35
ROB	35;	5,00 (4,50– 5,50)	0,24	87;	5,17 (4,45– 5,90)	0,29
PCPA	7;	8,78 (8,10– 9,10)	0,33	86;	8,93 (7,70– 9,80)	0,45

For the first canonical analysis we used 18 measurements (see table 3) and 143 adult specimens divided as follows in three groups:

1.) *Praomys tullbergi* (Ivory Coast), 30 specimens;
2.) *Praomys misonnei* (Irangi), 33 specimens;
3.) *Praomys jacksoni* (Irangi), 80 specimens.

In table 3 the eigenvectors are given of the 18 variables for the two canonical variates. In fig. 3 we give the graphical presentation. For each group the center and the most extreme values are indicated by a polygonal delimitation. The following types were plotted on the graph using the calculated eigenvectors: *P. tullbergi melanotus*, *P. tullbergi sudanensis*, *P. jacksoni montis* (all three represented in fig. 3) and *P. tullbergi lukolelae* (not represented in fig. 3).

Table 3. Eigenvectors of 18 variables for the two canonical variates.

Variable Symbol	1	2
GRLE	1,1522	1,0239
PRCO	0,5717	−0,4503
HEBA	−0,9558	0,2569
HEPA	−0,3640	−0,3531
PAF	−0,9340	0,6014
DIA1	2,7813	−0,3654
INT	−2,2646	2,3147
ZYG	−0,9946	0,3369
PAL	0,9074	1,3470
UPTE	2,3838	−1,2528
UPDE	−2,6393	−2,9619
M^1	−7,0135	6,7317
ZYPL	2,7673	0,5720
BNAS	0,0413	4,2153
LNAS	−0,5354	−0,0348
LOTE	−1,1341	0,5168
BUL	−0,7317	−2,3720
BRCA	0,4899	−2,0043

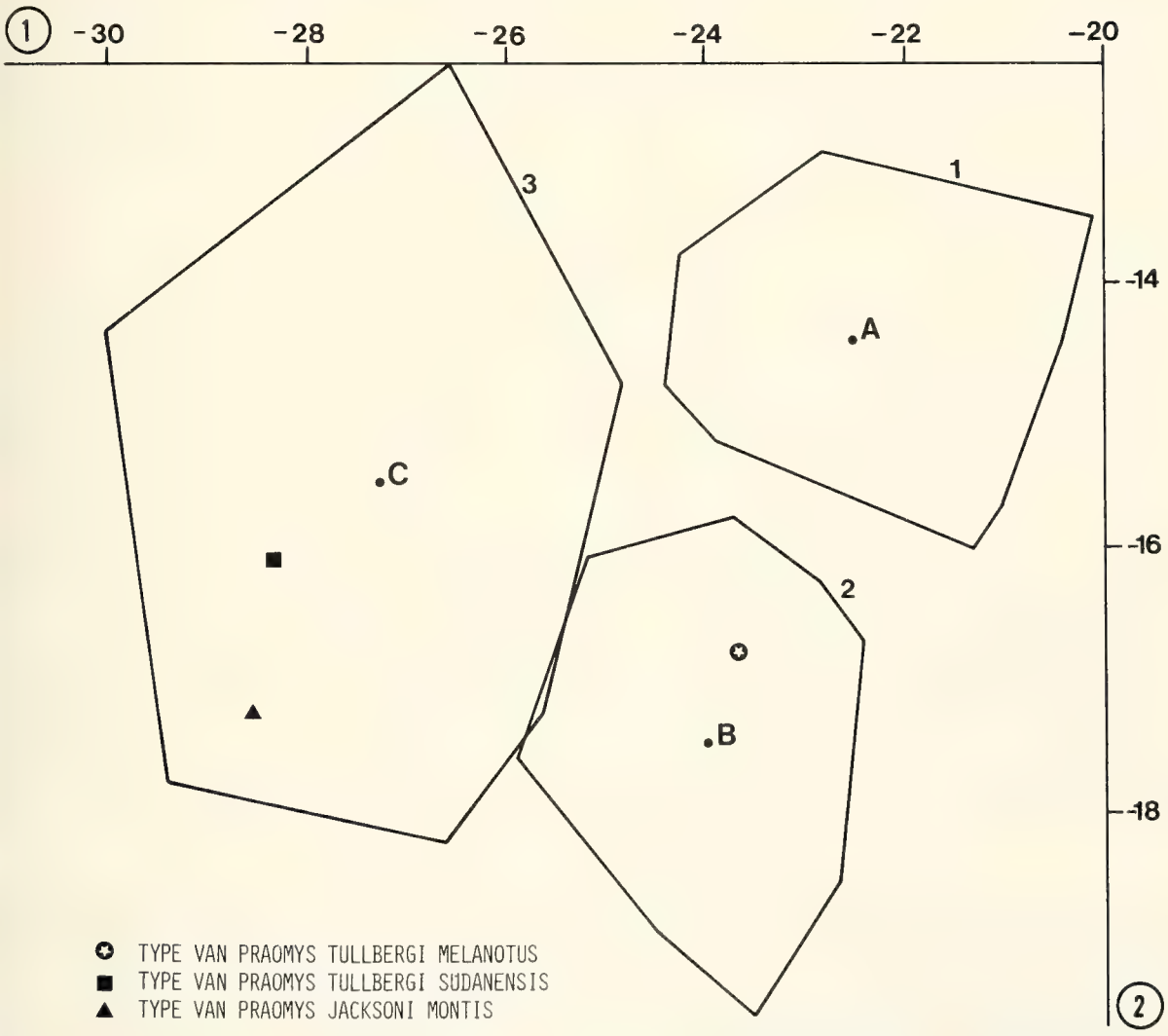


Fig. 3. Canonical analysis using 18 measurements: Canonical means (dots at capital letters) and extreme limit of each cloud of points; canonical variates 1 (abscissa) and 2 (ordinate); — 1(A) *Praomys tullbergi*, — 2(B) *Praomys misonnei* spec. nov., — 3(C) *Praomys jacksoni*.

Table 4. Eigenvectors of 10 variables for the two canonical variates.

Variable Symbol	1	2
DIA1	1,2483	−0,6902
INT	−2,1100	1,5419
ZYG	−1,2613	−1,0649
UPTE	1,6279	−1,1749
M^1	−14,8172	4,1362
BNAS	0,2479	4,4100
LNAS	−0,1532	−0,2606
LOTE	−0,0809	−0,7577
BUL	−2,2351	−2,0057
ROH	0,9009	1,8431

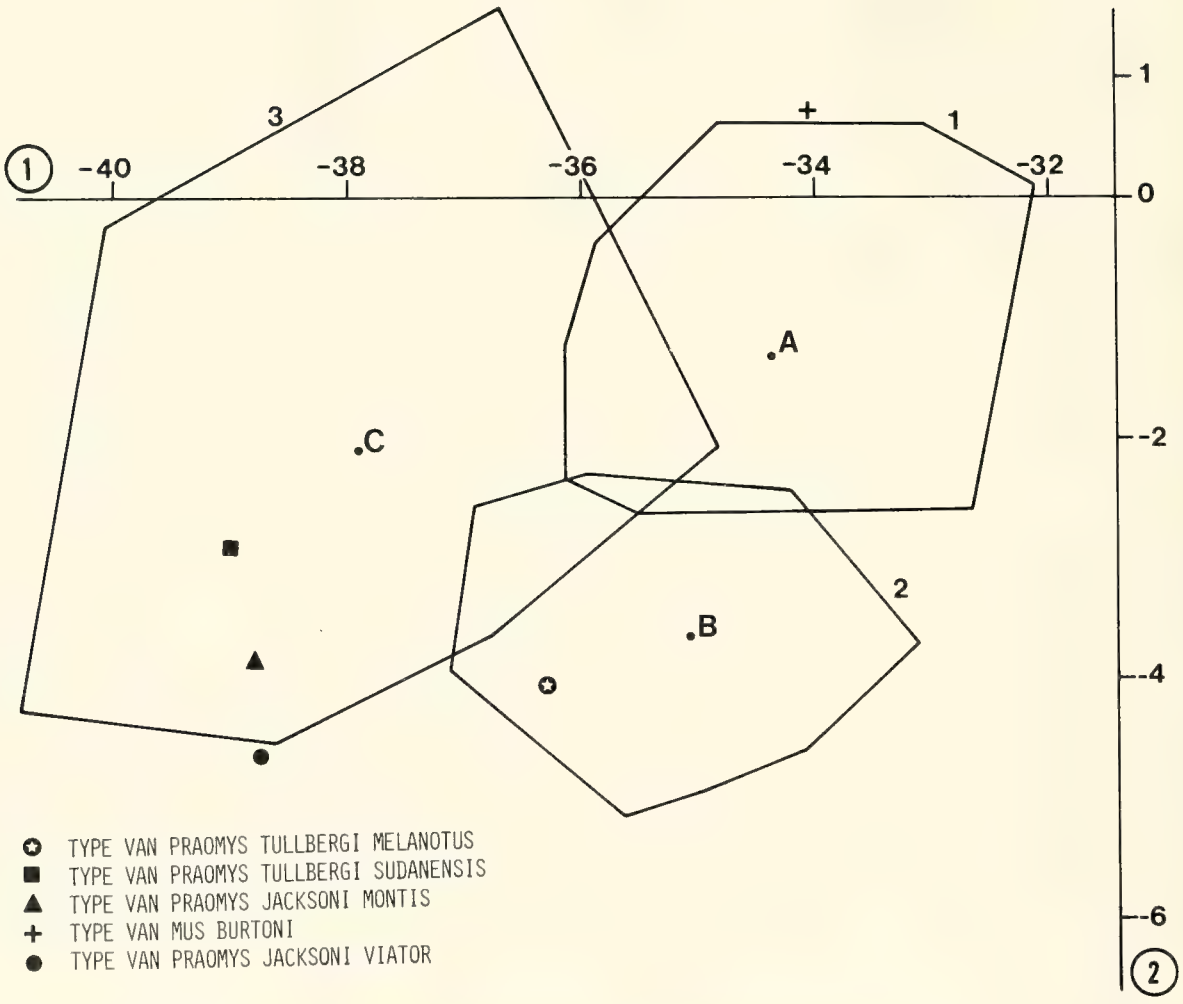


Fig. 4. Canonical analysis using 10 measurements. For explanation see fig. 3.

The first canonical variate contains 80,6% of the total variation and the second 19,4%. The first canonical variate shows a separation between the *P. tullbergi*-form and the *P. jacksoni*-form. The second canonical variate separates *P. tullbergi* and *P. misonnei*. The type specimens of *sudanensis* and *montis* coincide with *P. jacksoni* from Irangi. The type-specimen of *melanotus* lies in the delimination of *P. misonnei* and the type-specimen of *lukolelae* falls within the *P. tullbergi*-group.

In a second canonical analysis we used only 10 measurements to create the possibility to plot the type of *P. tullbergi* on the graph. For the calculations we used 144 adult specimens and three groups:

1.) *P. tullbergi* (Ivory Coast), 31 specimens;
2.) *P. misonnei* (Irangi), 33 specimens;
3.) *P. jacksoni* (Irangi), 80 specimens.

In addition to the four type specimens used in the first canonical analysis, also the following type specimens are figured here, and this using the calculated eigenvectors: *Mus burtoni* (= *P. tullbergi*), *P. jacksoni viator* and *Mus morio* (the last one not represented in fig. 4).

Again there are only two canonical variates that contain 78,3% and 21,7% of the total variation respectively.The results (given in table 4 and fig. 4) are similar to the results of the first canonical analysis. There are three groups but here there is a small overlap, as some of the important discriminating measurements were not used. Also the position of the type-specimens is about the same. Considering the three type-specimens not involved in the first canonical analysis, *viator* is just out of the *P. jacksoni*-delimitation and *Mus burtoni* is just out of the *P. tullbergi*-group, but both are far away from *P. misonnei*. *Praomys morio* lies in the overlap between *P. tullbergi* and *P. jacksoni*.

If we consider the same three species but now grouped according to age, similar results are obtained (age as determinated by the degree of tooth-wear). The differences due to growth are of minor importance than the differences between the three species. If also *P. rostratus* is involved in the canonical analysis, the first canonical variate is dominated by the differences between *P. rostratus* and the other species. If *P. jacksoni*-specimens from Tshibati, Lwiro and Kahuzi are included as three additional groups, there is a great coincidence between the *P. jacksoni*-samples originating from the different localities.

4. Discussion

It is clear that two species of *Praomys* occur in Irangi. *P. jacksoni* is one of them and the type-specimens of *montis*, *sudanensis* and *viator* lie within the delimitation of this species. A complete discussion of the *P. jacksoni*-complex, including the exact systematic status of the different species and subspecies, will be the subject of a later publication (Van der Straeten, in preparation).

The second species from Irangi belongs to the *P. tullbergi*-complex , but differs considerably from the Ivory Coast specimens and from the *P. tullbergi*-type-specimen. Both, the *P. tullbergi*- and *P. lukolelae*-type-specimens, fall between the *P. tullbergi* from Ivory Coast. Considering the biometry of the skull there are only minor differences between *P. tullbergi* and *P. lukolelae*. The important biometrical difference between both is the hindfoot-length (over 30 mm in *P. lukolelae*), and Hatt (1934) used this character in his description to separate *P. lukolelae* from the other *Praomys*-species. From all type-specimens of importance for this study only that of *P. melanotus* lies within the delimitation of *P. misonnei*.

Praomys melanotus, however, is not a representative of the *P. tullbergi*- or *P. jacksoni*-complex. *P. melanotus* is related to *P. delectorum* and to other mostly smaller *Praomys*-species described from isolated mountain areas in East Africa. These species have the outer cusp of the first transverse lamina in the upper M^1 well developed and sometimes t3 is even bigger than t1. Therefore it was considered it was considered by Hatt (1940 a) as belonging to the *P. jacksoni*-complex. But *P. melanotus* has no or only weak supra-orbital crests and can easily be separated from *P. jacksoni*. The coincidence on the graphical presentation of

the *P. melanotus*-type with the *P. misonnei*-specimens demonstrates that one has to be careful when interpreting the results of a biometrical analysis.

The newly described species belongs to the *P. tullbergi*-complex and is different from the other described species of this complex: *P. tullbergi*, *P. lukolelae*, *P. rostratus*, and *P. morio*. A new examination of all museum material from East and Central Africa will be necessary to obtain a more accurate distribution map of *P. misonnei*.

Ecology: For nearly all specimens of *Praomys* collected in Irangi the exact trapping localities including ecological data are available. Collecting was done in different habitats, as primary forest, secondary forest and oil-palm-plantations.

In all habitats and in at least ten different localities both species were collected during the nocturnal phase. So we can state that *P. jacksoni* and *P. misonnei* spec. nov. share the same habitat and the same phase of activity. Nevertheless different ecological demands in the two species must exist, but they are unknown for the moment.

5. Acknowledgements

The authors wish to thank Mrs. M. R. Massaro and Mrs. M. Rutzmoser (Museum of comparative Zoology, Cambridge, Mass.) for the loan of the *P. melanotus* paratypes and Dr. C. B. Robbins (Washington D.C.) for checking a part of the English text.

6. References

Allen, G. M. & A. Loveridge (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the south-western highlands of Tanganyika territory. II. Mammals. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **75**: 47—140; Cambridge, Mass.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1980): A world list of mammalian species. — 226 pp.; London & Ithaca [British Museum (Natural History) and Cornell University Press].

Delany, M. J. (1975): The rodents of Uganda. — 165 pp.; London [Trustees of the British Museum (Natural History)].

Eisentraut, M. (1970): Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando-Poo und in West-Kamerun. — Z. f. Säugetierkunde, **35**: 1—15; Hamburg.

Hatt, R. T. (1934): Fourteen hitherto unrecognized African rodents. — Am. Mus. Novit., **708**: 1—15; New York.

— (1940a): Mammals collected by the Rockefeller-Murphy-Expedition to Tanganyika and the eastern Belgian Congo. — Am. Mus. Novit., **1070**: 1—8; New York.

— (1940b): Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by The American Museum Congo Expedition. — Bull. Am. Mus. nat. Hist., **76**: 457—604; New York.

Hebrant, F. (1974): Problèmes de discrimination dans le cas de plusieurs populations. — Biométr.-Praxim., **14**: 15—41; Brussels.

Hollister, N. (1919): East African mammals in the United States National Museum. Part II. Rodentia, Lagomorpha, and Tubulidentata. — Bull. U.S. natn. Mus., **99**: 1—184; Washington.

Honacki, J. M., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference. — 694 pp.; Lawrence (Allen Press, inc. and A.S.C.).

Kingdon, J. (1974): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. **2** (B): Hares and rodents. — pp. 343—704; London & New York (Academic Press).

Misonne, X. (1974): Part 6, Order Rodentia, main text, pp. 1—39. — *In*: J. Meester & H. W. Setzer (eds.): The mammals of Africa: An identification manual. — Washington (Smithsonian Institution Press).

Petter, F. (1965): Les *Praomys* d'Afrique Centrale. — Z. f. Säugetierkunde, **30**: 54—60; Hamburg.

— (1975): Les *Praomys* de la République Centrafricaine (Rongeurs, Muridés). — Mammalia, **39**: 51—56; Paris.

Rosevear, D. R. (1969): The rodents of West Africa. — 604 pp.; London [Trustees of the British Museum (Natural History)].

Seal, H. L. (1964): Multivariate statistical analysis for biologists. — 209 pp.; London (Methuen & Co.).

Van der Straeten, E. & B. Van der Straeten-Harrie (1977): Étude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. — Acta zool. pathol. Antverp., **69**: 169—182; Antwerpen.

Van der Straeten, E. & W. Verheyen (1981): Étude biométrique du genre *Praomys* en Côte d'Ivoire. — Bonn. zool. Beitr., **32**: 249—264; Bonn.

Author's adresses:

Dr. Erik Van der Straeten, Rijksuniversitair Centrum Antwerpen, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, and Dr. Fritz Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde (Schloss Rosenstein), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Gulde-Druck GmbH, D-7400 Tübingen 1

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 2 4 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 403	21 S.	Stuttgart, 1. 12. 1987

Revision westpaläarktischer Tenebrionidae (Coleoptera) Teil 1. Die Arten der Gattung *Akis* Herbst*)

Revision of the Western Palaearctic Tenebrionidae (Coleoptera) Part 1. The Species of the Genus *Akis* Herbst

Von Wolfgang Schawaller, Stuttgart

Mit 33 Abbildungen

Summary

This first contribution to a revision of the western Palaearctic Tenebrionidae deals with the species of the genus *Akis* Herbst 1799. A preliminary genus diagnosis, diagnoses of all species with figures and distribution maps, a key of the species and notes to the relationships of some species are given. – **New synonyms:** See following chapter „Zusammenfassung".

Zusammenfassung

Dieser erste Beitrag zur Revision der westpaläarktischen Tenebrionidae behandelt die Arten der Gattung *Akis* Herbst 1799. Eine vorläufige Gattungsdiagnose, Diagnosen aller Arten mit Abbildungen und Verbreitungskarten, Bestimmungstabelle der Arten und Anmerkungen zur Verwandtschaft einiger Arten werden mitgeteilt. **Neue Synonyme:** ssp. *pachecoi* Escalera 1934 = *elegans* Charpenter 1825, – ssp. *opaca* von Heyden 1897 und ssp. *taygetana* Koch 1944 = *elongata* Brullé 1832, – ssp. *lozanoi* Escalera 1934 und ssp. *susica* Escalera 1934 = *heydeni* Haag 1876, – ssp. *speluncaria* Koch 1939 = *italica* Solier 1836, – *rotundicollis* Escalera 1934 = *richteri* Quedenfeldt 1889, – *algeriana* Solier 1836 und *genei* Solier 1836 = *spinosa* (Linnaeus 1764).

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Vorläufige Gattungsdiagnose 2
3. Artkennzeichen 3
4. Artenliste (alphabetisch) 5
5. Verwandtschaft der Arten 15
6. Bestimmungstabelle der *Akis*-Arten 19
7. Literatur 21

*) Der Beginn dieser vorgesehenen Reihe ist Dr. Zoltán Kaszab (Ungarisches Naturwissenschaftliches Museum Budapest) gewidmet, der am 9. IV. 1986 im Alter von 71 Jahren gestorben ist. Ihm verdanke ich vielfältige Unterstützung bei meiner Einarbeitung in diese Käferfamilie.

1. Einleitung

Die Arterkennung mediterraner Tenebrioniden stößt an vielen Stellen auf Probleme. Einerseits hat sich in diesem geographischen Raum eine große Artenfülle entwickelt, andererseits sind die Artbeschreibungen in vielen Einzelarbeiten verstreut. Hinzu kommt eine bislang meist typologische Betrachtungsweise der Artgrenzen, die bei morphologisch variablen Arten eine natürliche Abgrenzung fast unmöglich macht. Dies gilt selbst für große und häufige Arten, beispielsweise für die *Blaps*-Arten.

Geplant ist, in unregelmäßiger Folge Revisionen von Gattungen oder Gattungsgruppen zu erstellen, die im Laufe der Zeit die Kenntnis über diese Familie im Bereich des Mittelmeeres erweitern sollen. Der geographische Raum für dieses Vorhaben erstreckt sich über Europa, die Kanaren, Nordafrika bis einschließlich der Sahara, Israel, Jordanien, Syrien und die Türkei bis zum Kaukasus. Der erste Beitrag befaßt sich mit der Gattung *Akis* Herbst 1799, die mit 23 jetzt anerkannten Arten zirkummediterran verbreitet ist und ziemlich sicher eine natürliche Gruppe darstellt. Die Problematik der Artabgrenzung (siehe Kapitel 3) ist beispielhaft für viele Gattungen dieser Familie.

Aufgrund längerer Vorüberlegungen zu dieser geplanten Reihe bin ich zu dem Schluß gekommen, daß es zunächst sinnvoller ist, die Kenntnis auf dem Artniveau voranzutreiben und erst später die Gattungen genauer zu präzisieren und phylogenetische Beziehungen zu untersuchen. Das umgekehrte Vorgehen, also zunächst etwa eine Darstellung der Unterfamilien und Gattungen, steht ohne Artenkenntnis auf unsicherem Fundament und könnte auch wegen des Wissenstandes des Verfassers jetzt noch gar nicht erscheinen.

Herr Dr. M. Jäch (Museum Wien) danke ich für die Ausleihe von Typenmaterial der Arten *bernhaueri* und *subtricostata*, Herrn Dr. O. Merkl (Museum Budapest) für die Ausleihe von *biskrensis*-Typen. Dr. I. Löbl (Museum Genf) und Dr. O. Merkl (Museum Budapest) überließen mir aus den von ihnen verwalteten Sammlungen umfangreiches Material zur Bearbeitung und erlaubten auch die Entnahme von Doubletten für die Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart. Stellvertretend für alle Amateurentomologen, die mir ihre Tenebrioniden als Geschenk oder zur Bestimmung anvertrauten, danke ich herzlich Herrn O. Krätschmer (Mainz). Nicht zuletzt gilt mein Dank Herrn Dr. R. Grimm (Tübingen) für Materialausleihe und Diskussionsbeiträge. Herr H. Lumpe (Museum Stuttgart) fertigte dankenswerterweise die Fotos an.

2. Vorläufige Gattungsdiagnose

Kopf frei vorgestreckt, Mentum füllt den Kehlausschnitt des Kopfes nicht ganz aus. Mentum herzförmig, größte Breite vorne. Augen ungeteilt. Stirn mit schwachem Augenkiel. Drittes Antennenglied stark verlängert, Endglied zugespitzt und fast vollständig dicht mit Sensillen besetzt (Abb. 1). Prosternum niedergebogen. Gelenkgruben der Mittelhüften mit Trochantinus (sensu Reitter 1904). Hinterbrust kurz, zwischen den Hüften kürzer als der Durchmesser der Mittelhüft-Gelenkgruben. Pronotum-Hinterecken fast immer dornförmig verlängert (vor allem ♂). Glänzende Gelenkhaut zwischen 3. und 4. Abdominalsternit nicht sichtbar. Elytren mit echten und falschen Epipleuren (Elytrenteil zwischen Lateralrippe und den echten Epipleuren). Aedoeagus (Abb. 2).

Gesamtareal: Zirkummediterran ohne Kanarische Inseln; östlich bis zum Kaukasus, Mesopotamien, SW-Iran, Saudi-Arabien.

Typus-Art: *granulifera* Sahlberg 1823 (var. spinosa Herbst 1799) – [nec *spinosa* (Linnaeus 1764)].

3. Artkennzeichen

Das bisherige Artkonzept innerhalb der Gattung spiegelt keine natürlichen Artgrenzen wider, sondern ist allein auf einer typologischen Betrachtung der Merkmale begründet. Will man auf die Arten jedoch ein modernes Biospezies-Konzept anwenden, stößt man sofort auf Grenzen. Der ♂ und ♀ Genitalapparat ist innerhalb der Gattung so einförmig gebaut (Aedoeagus Abb. 2, siehe auch ZUR STRASSEN 1957), daß er für eine taxonomische Charakterisierung – selbst von Artengruppen – nicht ausreicht. Trotz längeren Suchens habe ich außer Elytrenskulptur und Prono-

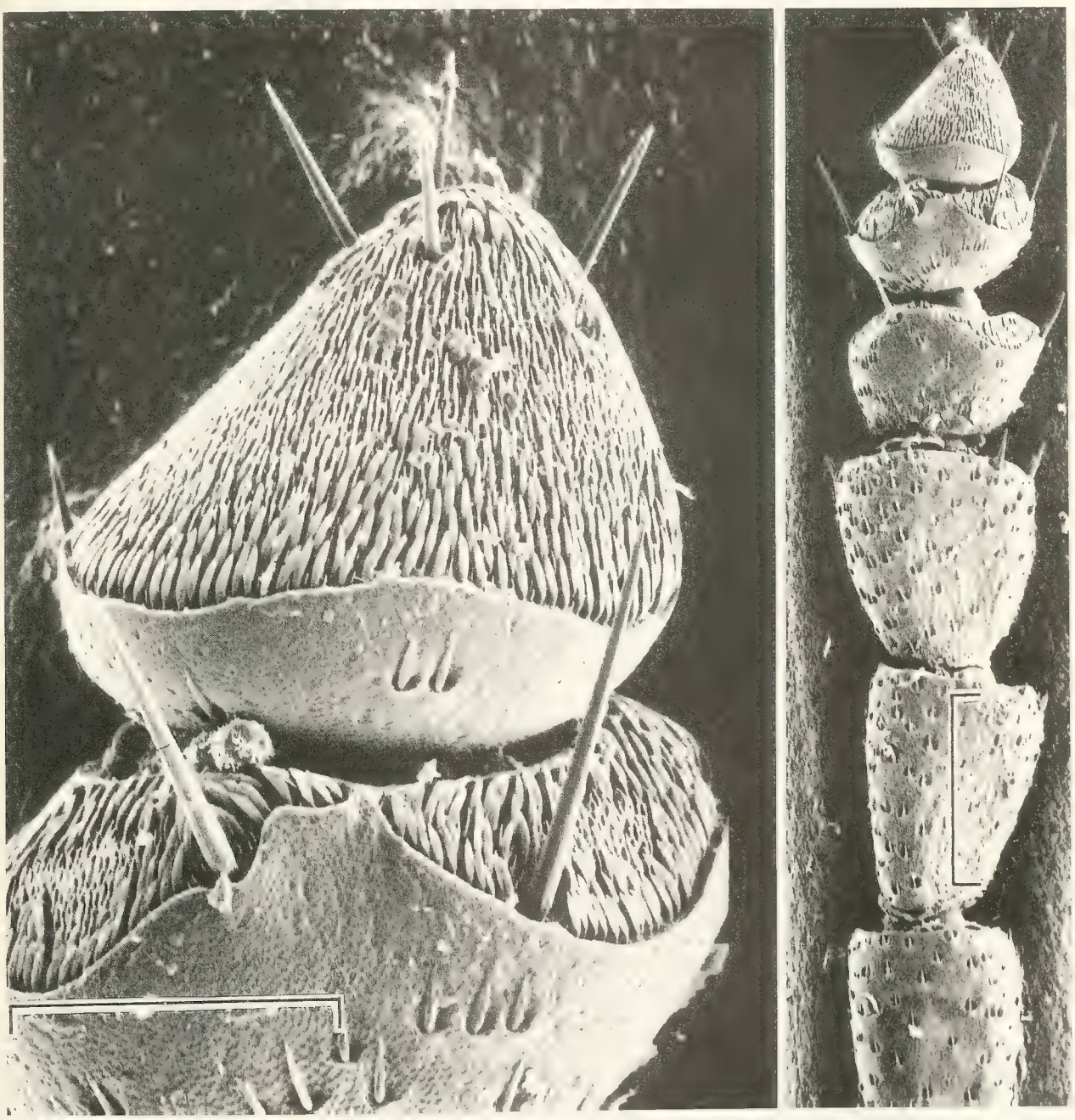


Abb. 1. *Akis granulifera*, Antennenspitze mit Sensillenbesatz. – Maßstrich: 0,2 mm (Detail links), 0,5 mm (Übersicht rechts).

tumform keine signifikanten Kennzeichen finden können. Ich gehe daher davon aus, daß es noch unbekannte, nicht allein morphologische Merkmale innerhalb der Gattung gibt, die der Arten-Separation dienen und daß diese Merkmale gekoppelt sind mit morphologischen Merkmalen der Elytrenskulptur und Pronotumform. Eine Artentrennung nach diesen Merkmalen, zusätzlich kombiniert mit dem Verbreitungsbild, scheint daher berechtigt.

In einigen Fällen ergibt sich grundsätzlich die Möglichkeit, zwei Formen entweder als Subspezies einer Art oder als zwei gesonderte Arten aufzufassen. In diesen Fällen

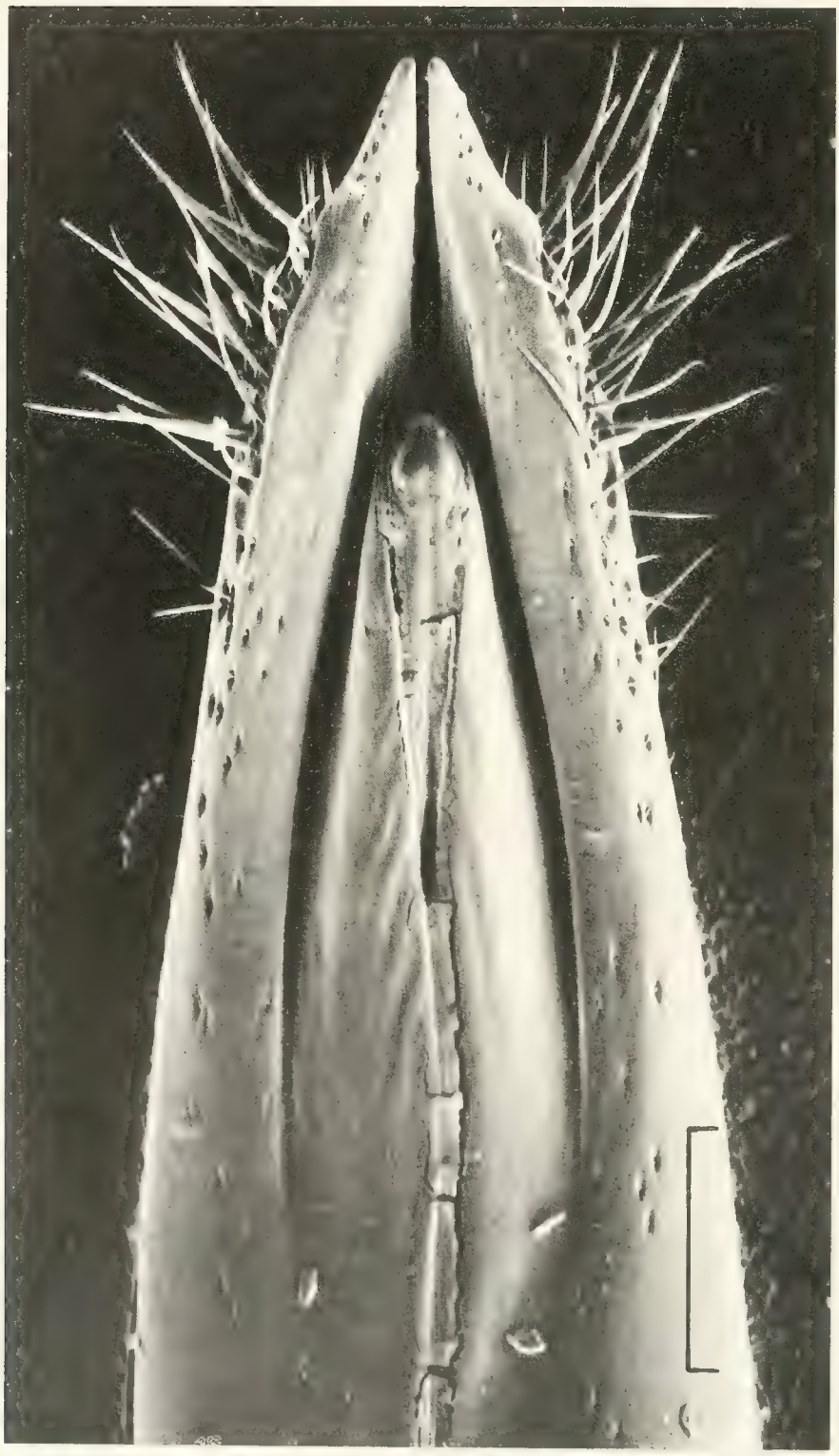


Abb. 2. *Akis granulifera,* Aedoeagus-Spitze von dorsal. – Maßstrich: 0,25 mm.

folge ich eher dem traditionellen Vorgehen und dem taxonomischen „Gefühl". Beispielsweise fasse ich *bacarozzo* und *subterranea,* die geographisch vikariieren (Abb. 3) und unterschiedliche Elytrenskulptur aufweisen, wie herkömmlich in der Literatur als zwei Arten auf. Zweifellos sind beide „Arten" jedoch nahe miteinander verwandt. Allerdings ist unbekannt, wie sich beide im Berührungsgebiet in Süditalien verhalten. Kommt es dort zur Vermischung, dann handelt es sich lediglich um Subspezies – oder bleiben sie separiert, dann liegen zwei Arten vor. Solange jedoch kein überzeugendes Biospezieskonzept vorliegt, möchte ich die Benennung von subspezifischen Kategorien vermeiden (siehe auch Kap. 5, Verwandtschaft).

4. **Artenliste** (alphabetisch)

4.1. Vorbemerkung

Die Synonymien im Katalog von Gebien (1936) werden hier normalerweise nicht mehr wiederholt, ebenfalls nicht die dort aufgeführten Variationen und Subspezies. Die Verbreitungsangaben erfolgen nach der aufgeführten Literatur und nach Material, welches mir aus den verschiedensten Sammlungen vorgelegt wurde. Die Karten zeigen nur das ungefähre Gesamtareal – in diesem Areal leben die Arten sicher nicht überall, sondern folgen beispielsweise mikroklimatischen und anderen ökologischen Einflüssen. Die faunistische Erfassung aller Einzelfunde mit Datum, Sammler und Ort hätte den Rahmen gesprengt.

4.2. Ungeklärte *Akis*-Formen

Akis cordicollis Fairmaire 1884 aus W-Marokko (Casablanca). Ähnlich *tingitana,* aber nur mit zwei Tuberkelreihen und ohne dornförmige Pronotum-Hinterecken. Aus diesem realtiv gut besammelten Gebiet ist mir bislang kein *cordicollis*-Fund bekannt geworden, vermutlich lag der Beschreibung ein individuell abweichendes (teratologisches?) Stück vor.

Akis perissinottoi Canzoneri 1971 aus dem SW-Iran (Persepolis). Wird mit *elongata* verglichen und ist vielleicht eine lokal etwas abweichende Form von *elongata.* Dabei handelt es sich um den östlichsten Fund einer *Akis*-Art.

4.3. *Akis acuminata* Fabricius 1787

Artdiagnose (Abb. 8): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren gewölbt und ohne Dorsalrippen oder Tuberkelreihen.

Verbreitung (Abb. 3): Spanien (Provinzen am Mittelmeer), Balearen (nur Mallorca und ?Ibiza) (Español 1959).

4.4. *Akis bacarozzo* (Schrank 1786)

Artdiagnose (Abb. 17): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend und hinten mit mindestens 1 Tuberkelreihe; Scheibe der Elytren mit 2 Tuberkelreihen und mit Querrunzeln.

Verbreitung (Abb. 3): Balearen (nur Mallorca und Menorca), Südfrankreich, Elba, Korsika, Sardinien, Nord- und Mittelitalien westlich des Apennin (Español 1954, Reitter 1904). (Im Museum Budapest je ein altes Exemplar aus Algier und Dalmatien, ziemlich sicher Verwechselung oder Verschleppung.)

4.5. *Akis bernhaueri* Schuster 1919

Artdiagnose (Abb. 29): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 2 Dorsalrippen, von denen die innere vorne in Tuberkel aufgelöst ist; größte Elytrenbreite in der Mitte; Pronotum-Hinterrand normal ausgerandet.

Verbreitung (Abb. 5): Cyrenaika (Schuster 1919).

4.6. *Akis biskrensis* Reitter 1904

Artdiagnose (Abb. 22): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 2 kompletten und gleich ausgeprägten Dorsalrippen; die inneren Dorsalrippen schließen zusammen ein ovales Feld ein und befinden sich auf der Scheibe ziemlich genau in der Mitte zwischen Naht und äußerer Dorsalrippe; Zwischenraum zwischen äußerer Dorsalrippe und Lateralrippe auch vorne von oben sichtbar.

Verbreitung (Abb. 6): Algerien (Biskra) (Reitter 1904).

4.7. *Akis bremeri* Ardoin 1979

Artdiagnose (Abb. 15): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren gewölbt und mit 4–5 Tuberkelreihen, die sich alle zu gezähnten Längsrippen formieren; größte Elytrenbreite in der Mitte.

Verbreitung (Abb. 3): Balearen (nur Formentera) (Ardoin 1979).

4.8. *Akis costitubera* Marseul 1883

Artdiagnose (Abb. 12): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren gewölbt und mit 4 Tuberkelreihen, wovon sich die äußeren zu gezähnten Längsrippen formieren; größte Elytrenbreite hinter der Mitte.

Verbreitung (Abb. 6): Cyrenaika, NW-Ägypten (Gebien 1936, Koch 1935).

Anmerkung: Hierher gehören als Synonyme *schweinfurthi* Quedenfeldt 1890 und *Morica pharao* Reitter 1904 (Gebien 1936). Die Transferierung dieser Art zur Gattung *Morica* (Kwieton 1980) bleibt hier noch unberücksichtigt, da eine neue Diagnose dieser Gattung noch fehlt und alle Merkmale von *costitubera* auf die *Akis*-Diagnose (Kap. 2) passen.

4.9. *Akis discoidea* Quensel 1806

Artdiagnose (Abb. 7): Elytren ohne Dorsalrippen, Lateralrippen und ohne Tuberkelreihen; Scheibe der Elytren gewölbt.

Verbreitung (Abb. 5): Spanien (Südprovinzen), Balearen (nur Ibiza) (Español 1959).

4.10. *Akis elegans* Charpenter 1825

Neues Synonym: ssp. *pachecoi* Escalera 1934.

Synonymie: Die von Escalera (1934) aufgeführten Unterschiede zu *elegans* (Form der Pronotum-Hinterecken, Ausprägung der Elytrenrippen) liegen innerhalb der Variationsbreite von *elegans*. Koch (1944b) stellte *pachecoi* als Subspezies zu *elegans* („südliche Rasse", Ifni).

Artdiagnose (Abb. 19): Elytren mit Lateralrippe; die flaschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 2 kompletten und gleich ausgeprägten Dorsalrippen; die inneren Dorsalrippen schließen zusammen ein ovales Feld ein und befinden sich auf der Scheibe ziemlich genau in der Mitte zwischen Naht und äußerer Dorsalrippe; äußere Dorsalrippe und Lateralrippe in der vorderen Elytrenhälfte miteinander verbunden; laufen diese ausnahmsweise auch vorne getrennt, dann fallen die Elytrenseiten vorne unmittelbar an der äußeren Dorsalrippe senkrecht ab.

Verbreitung (Abb. 4): Spanien (zentrale und südliche Provinzen), Marokko, Algerien (Español 1959, Reitter 1904).

4.11. *Akis elevata* Solier 1836

Artdiagnose (Abb. 23): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 2 Dorsalrippen, von denen die innere vorne in Tuberkel aufgelöst ist; größte Elytrenbreite deutlich hinter der Mitte; Pronotum-Hinterrand normal ausgerandet.

Verbreitung (Abb. 5): Ägypten, Nubien, Jordanien, Saudi-Arabien (Kaszab 1982, Reitter 1904); Israel (Material SMNS).

Anmerkung: Peyerimhoff (1931) listet ein Exemplar dieser Art neben *Akis goryi* für die Fauna des Hoggar-Gebirges (Sahara) auf. Ob im Hoggar-Gebirge wirklich zwei *Akis*-Arten vorkommen, oder ob es sich bei diesem Tier lediglich um eine individuelle Variation von *goryi* handelt, muß hier leider mangels Material ungeklärt bleiben.

4.12. *Akis elongata* Brullé 1832

Neue Synonyme: ssp. *opaca* von Heyden 1897, ssp. *taygetana* Koch 1944.

Synonymie: Koch (1944a) degradiert *opaca* zur Subspezies von *elongata* und fügt eine neue Subspezies *taygetana* hinzu. Die dort aufgeführten Unterschiede (Skulptur der Elytren, Ausbildung der Schultern) sind minutiös und nicht als arttrennend zu betrachten.

Artdiagnose (Abb. 9): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren flach und ohne Dorsalrippen oder Tuberkelreihen.

Verbreitung (Abb. 3): Mazedonien, Griechenland (Inselverbreitung ungeklärt), Kreta, Zypern, Türkei (Koch 1944a); Albanien, Bulgarien (Material Museum Budapest und SMNS). [Sollte hierher *perissinottoi* (Kap. 4.2.) aus dem SW-Iran als Synonym gehören, was wahrscheinlich ist, so ist die Art auch noch weiter östlich bis zum Iran verbreitet.]

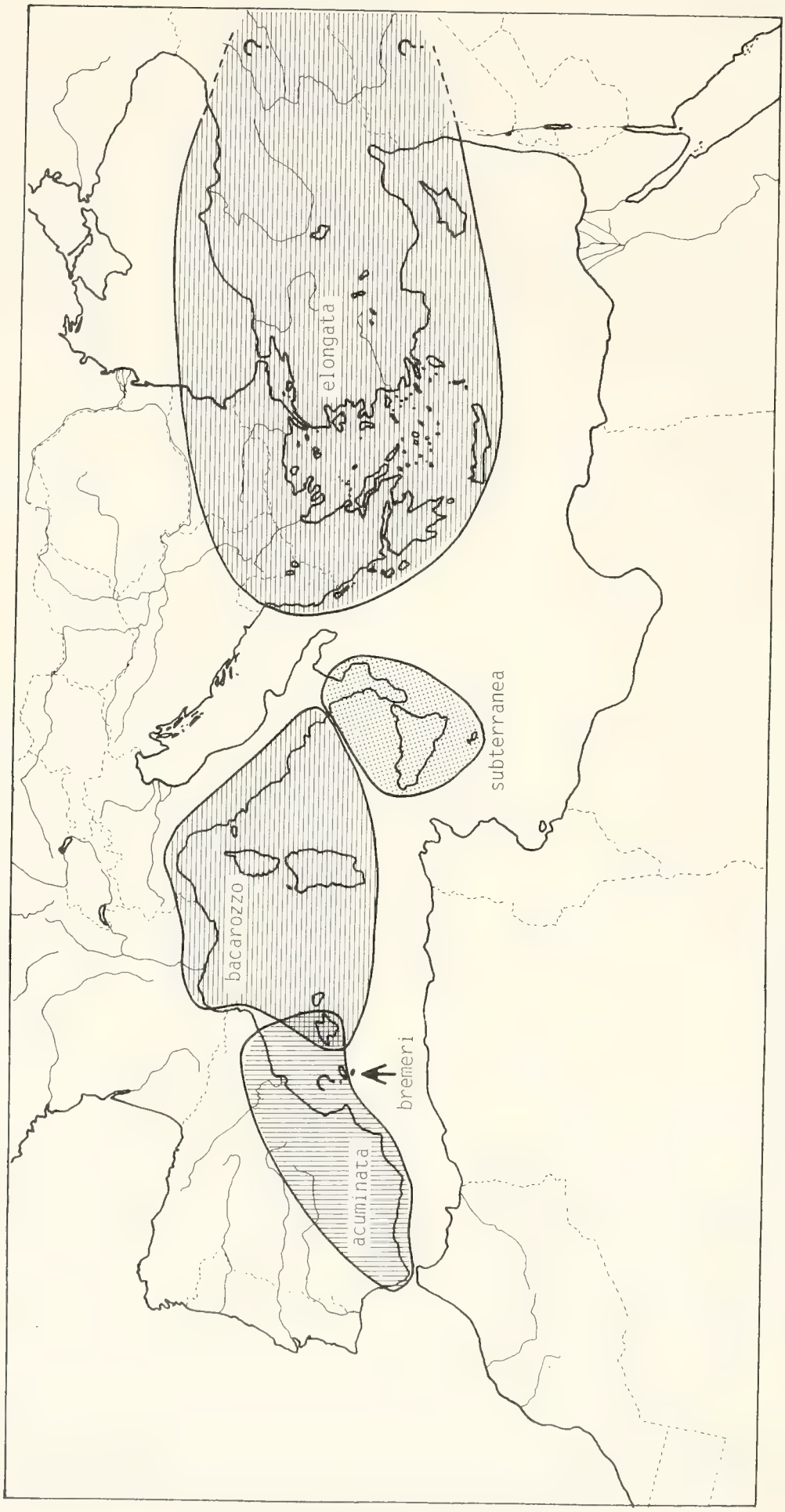


Abb. 3. Verbreitung von *Akis acuminata*, *bacarozzo*, *bremeri*, *elongata*, *subterranea*.

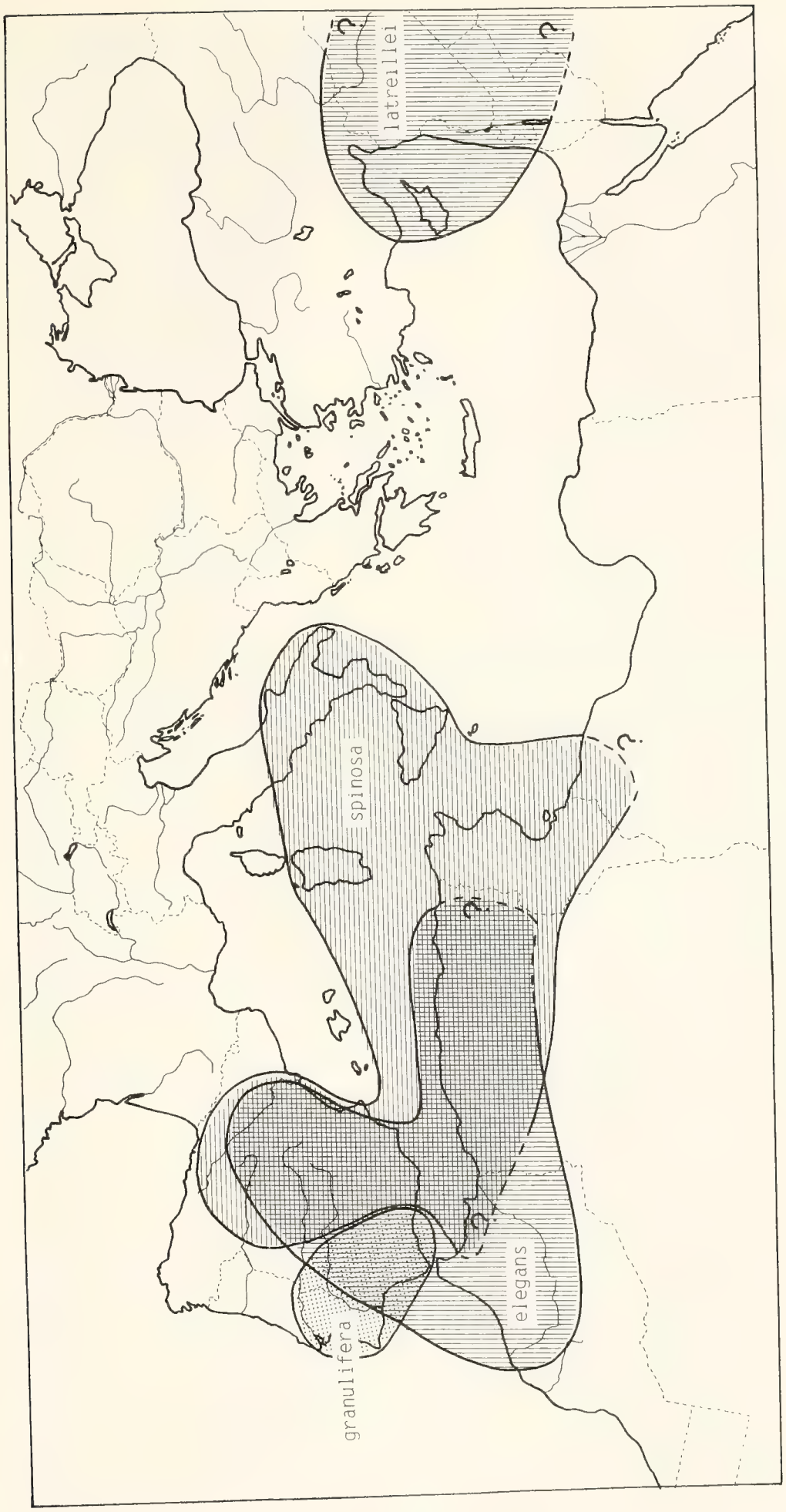


Abb. 4. Verbreitung von *Akis elegans, granulifera, latreillei, spinosa.*

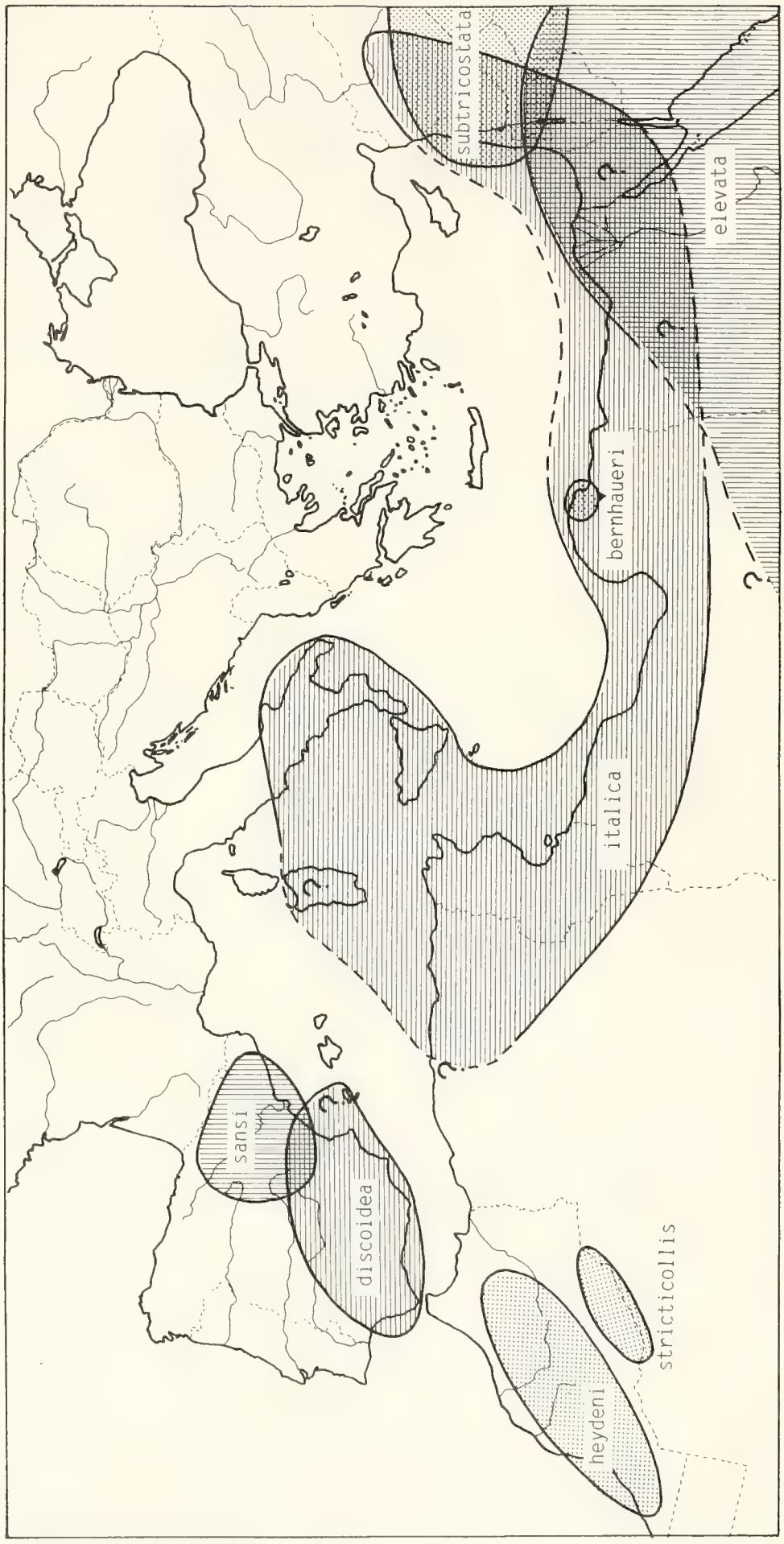


Abb. 5. Verbreitung von *Akis bernhaueri, discoidea, elevata, beydeni, italica, sansi, stricticollis, subtricostata.*

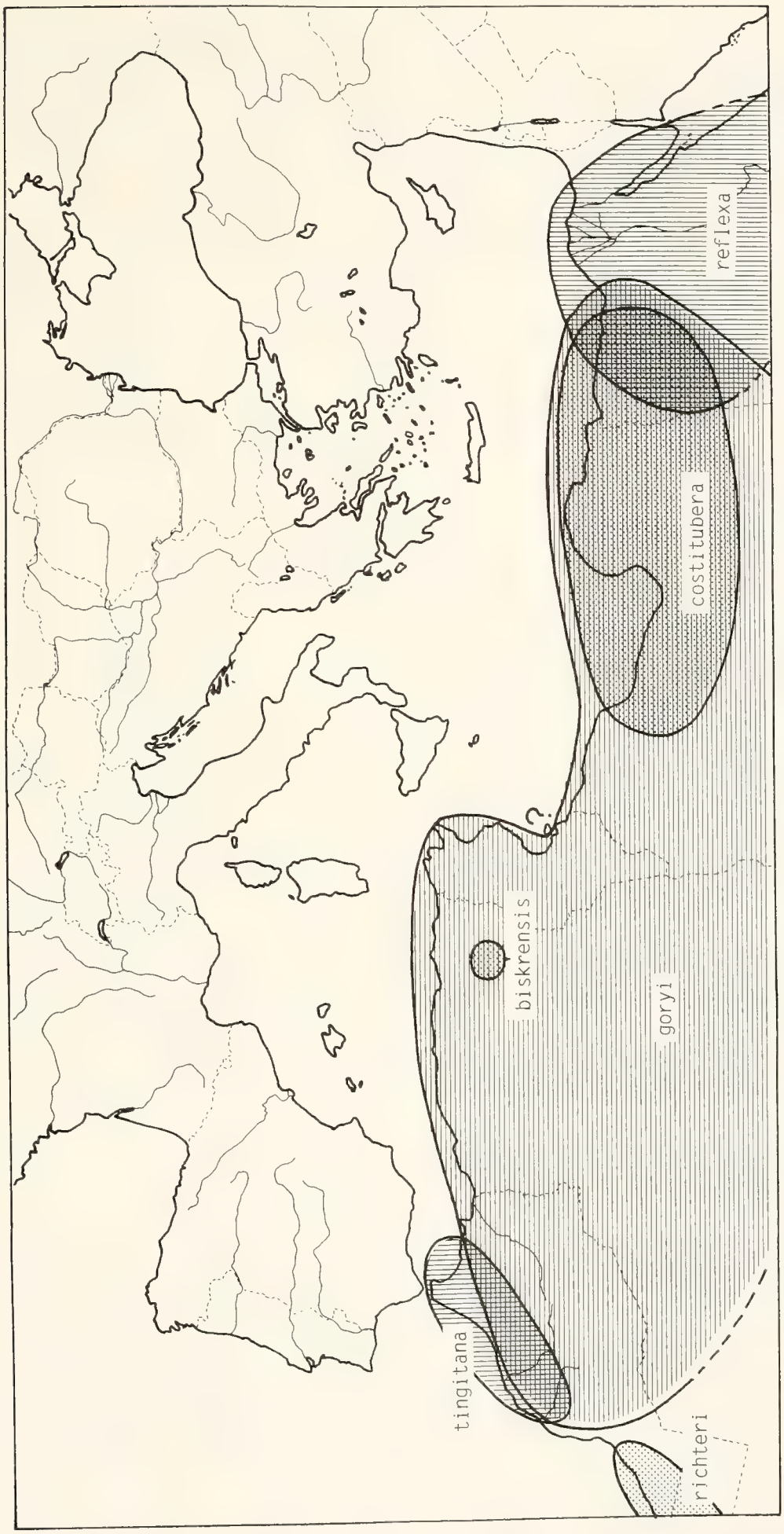


Abb. 6. Verbreitung von *Akis biskrensis, costitubera, goryi, reflexa, richteri, tingitana.*

4.13. *Akis goryi* Solier 1836

Artdiagnose (Abb. 20–21): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 1 Dorsalrippe ziemlich genau in der Mitte zwischen Naht und Lateralrippe; ausnahmsweise zusätzliche Tuberkelreihe zwischen Dorsal- und Lateralrippe oder die Dorsalrippe löst sich vorne in längliche Tuberkel auf.

Verbreitung (Abb. 6): Marokko, Algerien einschließlich Hoggar-Gebirge, Tunesien, Libyen, NW-Ägypten (Koch 1935, Peyerimhoff 1931, Reitter 1904).

Anmerkung: Im Osten des Verbreitungsgebietes kommen Exemplare vor, die mit einer zusätzlichen Tuberkelreihe zwischen Dorsal- und Lateralrippe (var. gestroi Schuster, Abb. 21) versehen sind; oder die Dorsalrippe löst sich vorne in längliche Tuberkel auf (var. cyrenaika Schuster). Im Gegensatz zum Katalog von Gebien (1936) und Koch (1935) fasse ich *goryi* mit den obigen Variationen wegen der gewölbten Elytrenscheibe nicht als Subspezies von *reflexa* auf, welche oben ganz flach zwischen den Lateralrippen ist (siehe Bestimmungsschlüssel Kap. 6).

4.14. *Akis granulifera* Sahlberg 1823

Artdiagnose (Abb. 28): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 2 kompletten und gleich ausgeprägten Dorsalrippen, jeweils zwischen den Dorsalrippen mit zusätzlicher Tuberkelreihe; innere Dorsalrippe ziemlich genau in der Mitte zwischen Naht und äußerer Dorsalrippe; Pronotum-Hinterecken mit den normalen, dornförmigen Hinterwinkeln.

Verbreitung (Abb. 4): Spanien (südliche Provinzen), S-Portugal (Español 1959, zur Strassen 1957).

Anmerkung: Die Benennung von Variationen (var. lusitanica Solier 1836, var. ilonka zur Strassen 1957), basierend auf lokaler Merkmalsausprägung, ist von mir nicht nachvollziehbar und unterbleibt hier. Selbst die Benennung von eindeutig geographisch begrenzten Subspezies ist beim jetzigen Kenntnisstand des Artkonzeptes innerhalb der Gattung fragwürdig (siehe auch 4.21. *Akis spinosa).*

4.15. *Akis heydeni* Haag 1876

Neue Synonyme: ssp. *lozanoi* Escalera 1934, ssp. *susica* Escalera 1934.

Synonymie: *Akis lozanoi* und *susica* wurden bereits von Koch (1944b) zu schwer unterscheidbaren Subspezies von *heydeni* herabgestuft. Diese Unterschiede fallen in die infraspezifische Variationsbreite und sind daher taxonomisch nicht verwertbar. Hierher gehört als Synonym auch *antoinei* Escalera 1934 (Koch 1944b).

Artdiagnose (Abb. 11): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren flach und mit 1 kompletten Dorsalrippe, diese der Lateralrippe deutlich genähert; Pronotum-Vorderecken normal vorragend.

Verbreitung (Abb. 5): Marokko (Hoher und Mittlerer Atlas, südwestliche Küstenregion) (Escalera 1934, Koch 1944b).

4.16. *Akis italica* Solier 1836

Neues Synonym: ssp. *speluncaria* Koch 1939 (sub *spinosa*).

Synonymie: Wegen der deutlich zur Naht gerückten inneren Dorsalrippe der Elytren zweifele ich nicht an der Zugehörigkeit der ssp. *speluncaria* zu *italica*, ein Subspezies-Verhältnis ist jedoch mit den beschriebenen Unterscheidungsmerkmalen nicht aufrecht zu erhalten. Koch (1939) vergleicht seine neue Subspezies mit der *barbara* Solier's, die schon Gebien (1936) als Synonym von *italica* führt.

Artdiagnose (Abb. 31–33): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren flach und mit 2 kompletten Dorsalrippen, die innere manchmal etwas schwächer ausgeprägt und immer der Naht deutlich genähert; die innere Dorsalrippe verläuft mit der Naht annähernd parallel.

Verbreitung (Abb. 5): S-Italien, Sizilien, Algerien, Tunesien (Porta 1934, Reitter 1904); Libyen, Syrien (Material SMNS). [Porta (1934) erwähnt auch Sardinien, was durch neue Funde belegt werden müßte.]

Anmerkung: Die im SMNS vorhandenen Belege aus Syrien (Euphrat, Halabiye, leg. Kinzelbach) sind bislang disjunkt geschieden vom Hauptareal (Süditalien, Sizilien, Algerien bis Libyen), Funde aus Ägypten, Israel und Jordanien sind mir unbekannt. Signifikante Artunterschiede dieser disjunkten Population konnte ich jedoch nicht feststellen.

4.17. *Akis latreillei* Solier 1836

Artdiagnose (Abb. 30): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren in der Mitte außen neben der Lateralrippe von oben sichtbar; Scheibe der Elytren flach und mit 1 kompletten Dorsalrippe, die deutlich der Naht genähert ist.

Verbreitung (Abb. 4): Kleinasien, Zypern, Syrien (Gebien 1936); Irak (Material SMNS).

4.18. *Akis reflexa* (Fabricius 1775)

Artdiagnose (Abb. 13): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren flach und mit 2 Tuberkelreihen; größte Elytrenbreite in der Mitte.

Verbreitung (Abb. 6): Ägypten, Sinai (Gebien 1936, Koch 1935).

4.19. *Akis richteri* Quedenfeldt 1889

Neues Synonym: *rotundicollis* Escalera 1934.

Synonymie: Die Beschreibung und Abbildung von *rotundicollis* mit dem seitlich gleichmäßig abgerundeten Pronotum ohne dornförmige Hinterecken paßt genau auf die ausführliche Beschreibung von *richteri*, so daß ich an der artlichen Übereinstimmung nicht zweifele. Die Abbildung eines Exemplares von *richteri* bei Escalera (1934) entspricht nicht der Originalbeschreibung, sondern zeigt eine andere Art, *heydeni* (Kap. 4.15.).

Artdiagnose (Abb. 16): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit

2 kompletten Dorsalrippen, die innere Dorsalrippe etwas schwächer ausgeprägt und der Naht etwas genähert; Pronotum-Hinterecken nicht dornförmig, Pronotum-Seiten gleichmäßig gerundet.

Verbreitung (Abb. 6): Marokko (nur südwestliche Küstenregion) (ESCALERA 1934, REITTER 1904).

4.20. *Akis sansi* Solier 1836

Artdiagnose (Abb. 10): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren in der Mitte außen neben der Lateralrippe von oben sichtbar; Scheibe der Elytren flach und ohne Dorsalrippen oder Tuberkelreihen; Pronotum-Seiten des ♂ auffällig stark nach oben gebogen.

Verbreitung (Abb. 5): Spanien (nordöstliche und zentrale Provinzen (ESPÃNOL 1959).

4.21. *Akis spinosa* (Linnaeus 1764)

Neue Synonyme: *algeriana* Solier 1836, *genei* Solier 1836.

Synonymie: Die Stärke der Elytrenrippen ist recht variabel. In Algerien leben Populationen, bei denen die innere Dorsalrippe vollständig erloschen ist und die als *algeriana* in den Sammlungen stecken. Es finden sich in Algerien auch „normale" Stücke, so daß hier wohl nur eine infraspezifische Variation vorliegt. In der spanischen Provinz Almeria gibt es eine Population (nicht bei ESPAÑOL 1959), bei der ebenfalls die innere Dorsalrippe nur sehr schwach ausgeprägt ist. Die Mikroskulptur der Elytren, die REITTER (1904) und ZUR STRASSEN (1957) als Unterscheidungsmerkmal gegenüber *genei* anführen, ist ebenfalls variabel – bei großen Serien aus Sizilien (*spinosa*) und Zentralspanien (*genei*) kann ich keine signifikanten Artunterschiede erkennen, welshalb ich *genei* und *algeriana* als Synonyme von der sehr variablen *spinosa* betrachte. Die von KOCH (1939) beschriebene *spinosa* ssp. *speluncaria* (Libyen) gehört wegen der deutlich zur Naht gerückten inneren Dorsalrippe zu *italica* (Kap. 4.16.).

Artdiagnose (Abb. 25–27): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren gewölbt und mit 2 Dorsalrippen, äußere Dorsalrippe immer komplett, innere Dorsalrippe vorne verkürzt und gewöhnlich schwächer, manchmal ganz fehlend; die inneren Dorsalrippen schließen zusammen ein ovales Feld ein und befinden sich auf der Scheibe ziemlich genau in der Mitte zwischen Naht und äußerer Dorsalrippe.

Verbreitung (Abb. 4): Spanien (Almeria, zentrale und nördliche Provinzen), Süditalien, Capri, Sardinien, Sizilien, zirkumsizilianische Inseln, Pantelleria, Lampedusa, Nordmarokko, Tunesien, Algerien (ESPAÑOL 1959, GRIMM 1985, ZUR STRASSEN 1957).

4.22. *Akis stricticollis* Théry 1931

Artdiagnose: Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren flach und mit 1 kompletten Dorsalrippe, diese der Lateralrippe deutlich genähert; Pronotum-Hinterecken auffällig stark vorragend.

Verbreitung (Abb. 5): Südmarokko (Sahara) (THÉRY 1931).

Anmerkung: Von dieser Art habe ich kein Material gesehen, daher hier auch keine Abbildung (Dorsalansicht siehe THÉRY 1931).

4.23. *Akis subterranea* Solier 1836

Artdiagnose (Abb. 18): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend und hinten mit Längskiel; Scheibe der Elytren mit wenigen Tuberkeln und vielen Querrunzeln.

Verbreitung (Abb. 3): Kalabrien, Sizilien, Liparische und Ägadische Inseln, Ustica, Malta, Gozo (Grimm 1985, 1986).

Anmerkung: Die Population von Malta hat Reitter (1904) als *melitana* bezeichnet, sie wird schon von Gebien (1936) nur als „Variation" von *subterranea* geführt. In der Sammlung Grimm (Tübingen) befinden sich einige Tiere, bei denen der Längskiel der falschen Epipleuren (das Unterscheidungsmerkmal gegenüber *bacarozzo*) fast völlig geschwunden ist, bei anderen ist die Elytrenscheibe fast völlig glatt (siehe auch Kap. 5, Verwandtschaft).

4.24. *Akis subtricostata* Redtenbacher 1850

Artdiagnose (Abb. 24): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren mit 2 Dorsalrippen, von denen die innere vorne in Tuberkel aufgelöst ist; größte Elytrenbreite deutlich hinter der Mitte; Pronotum-Hinterrand beim ♂ winkelig zu den spitzen Hinterwinkeln ausgeschnitten, nicht in einem Bogen ausgerandet.

Verbreitung (Abb. 5): Syrien, Mesopotamien (Material Museum Budapest, Wien, SMNS).

4.25. *Akis tingitana* Lucas 1859

Artdiagnose (Abb. 14): Elytren mit Lateralrippe; die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend; Scheibe der Elytren flach und mit 3 Tuberkelreihen; größte Elytrenbreite hinter der Mitte.

Verbreitung (Abb. 6): N- und NW-Marokko (Tanger, Essaouira) (Reitter 1904, Material SMNS).

5. Verwandtschaft der Arten

Wenn die Annahme stimmt, daß unterschiedliche Elytrenstruktur und Pronotumform Merkmale widerspiegeln, die für die Trennung von Biospezies innerhalb der Gattung *Akis* verantwortlich sind (siehe auch Kap. 3), dann lassen sich damit auch Verwandtschaftsbeziehungen erkennen. Einige Artenpaare und Artengruppen sollen hier behandelt werden, für ein komplettes Dendrogramm aller Arten reichen diese Merkmale allein jedoch nicht aus.

Akis bacarozzo, elongata, subterranea. – Die Ähnlichkeit von *bacarozzo* und *subterranea* ist schon besprochen worden (Kap. 3). In diese Verwandtschaftsgruppe gehört sicher auch *elongata* mit völlig flacher und glatter Elytrenscheibe. Es ist denkbar, daß sich aus dieser flachen Form im östlichen Europa und der Türkei (*elongata*) die gerunzelten und tuberkulierten Formen aus Sizilien, Malta und Süditalien (*subterranea*) und aus Südfrankreich, Korsika, Sardinien und Italien (*bacarozzo*) entwickelt haben (Karte Abb. 3).

Akis acuminata, granulifera, spinosa. – Möglicherweise haben sich aus einer Form mit gewölbter und glatter Oberseite (*acuminata*) die gerippten (*spinosa*)

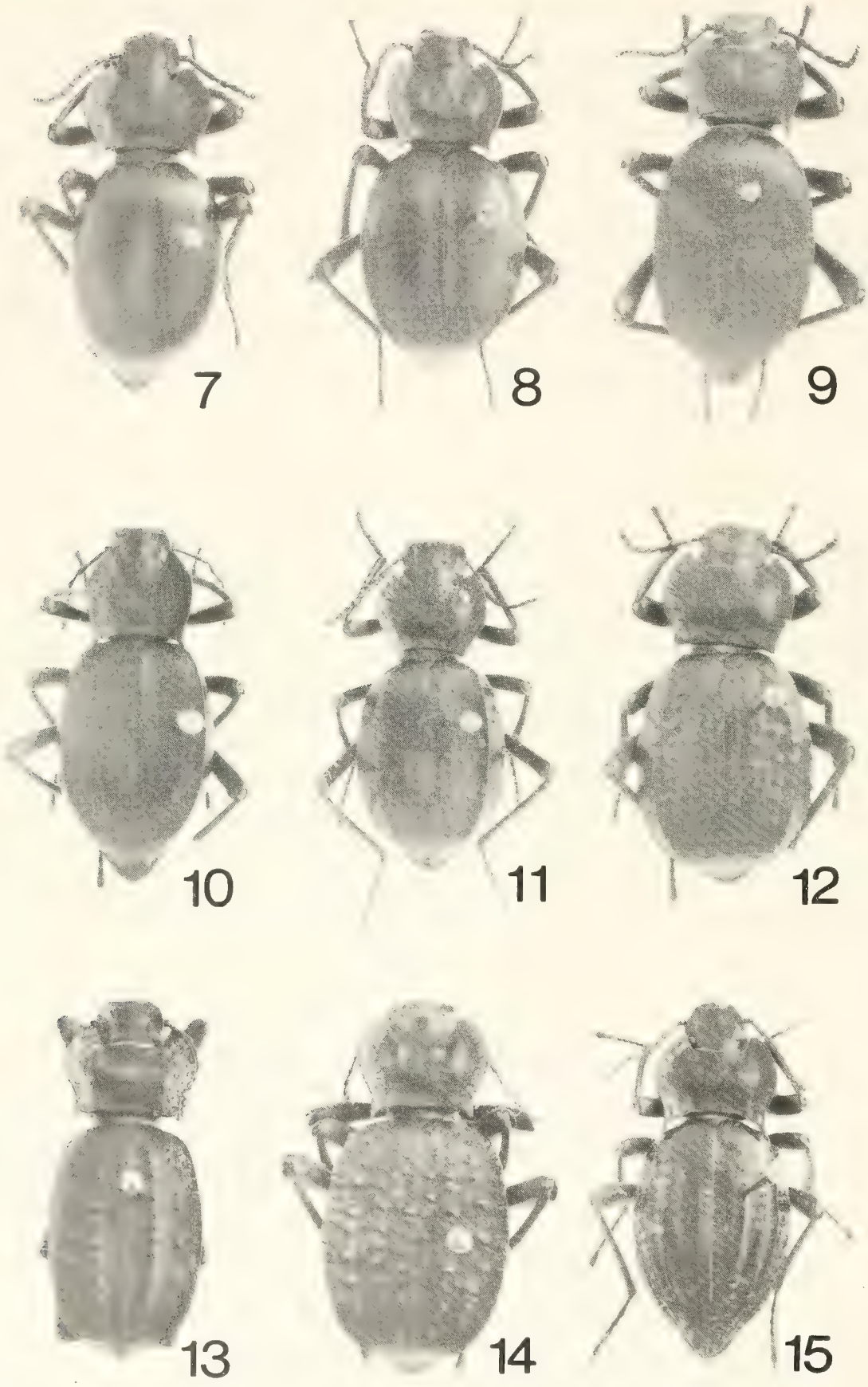


Abb. 7–15. Dorsalansicht verschiedener *Akis*-Arten. – 7. *discoidea* (Spanien), – 8. *acuminata* (Mallorca), – 9. *elongata* (Türkei), – 10. *sansi* (Spanien), – 11. *heydeni* (Marokko), – 12. *costitubera* (Libyen), – 13. *reflexa* (Ägypten), – 14. *tingitana* (Marokko), – 15. *bremeri* (Formentera). – Vergrößerung: 2,3 x.

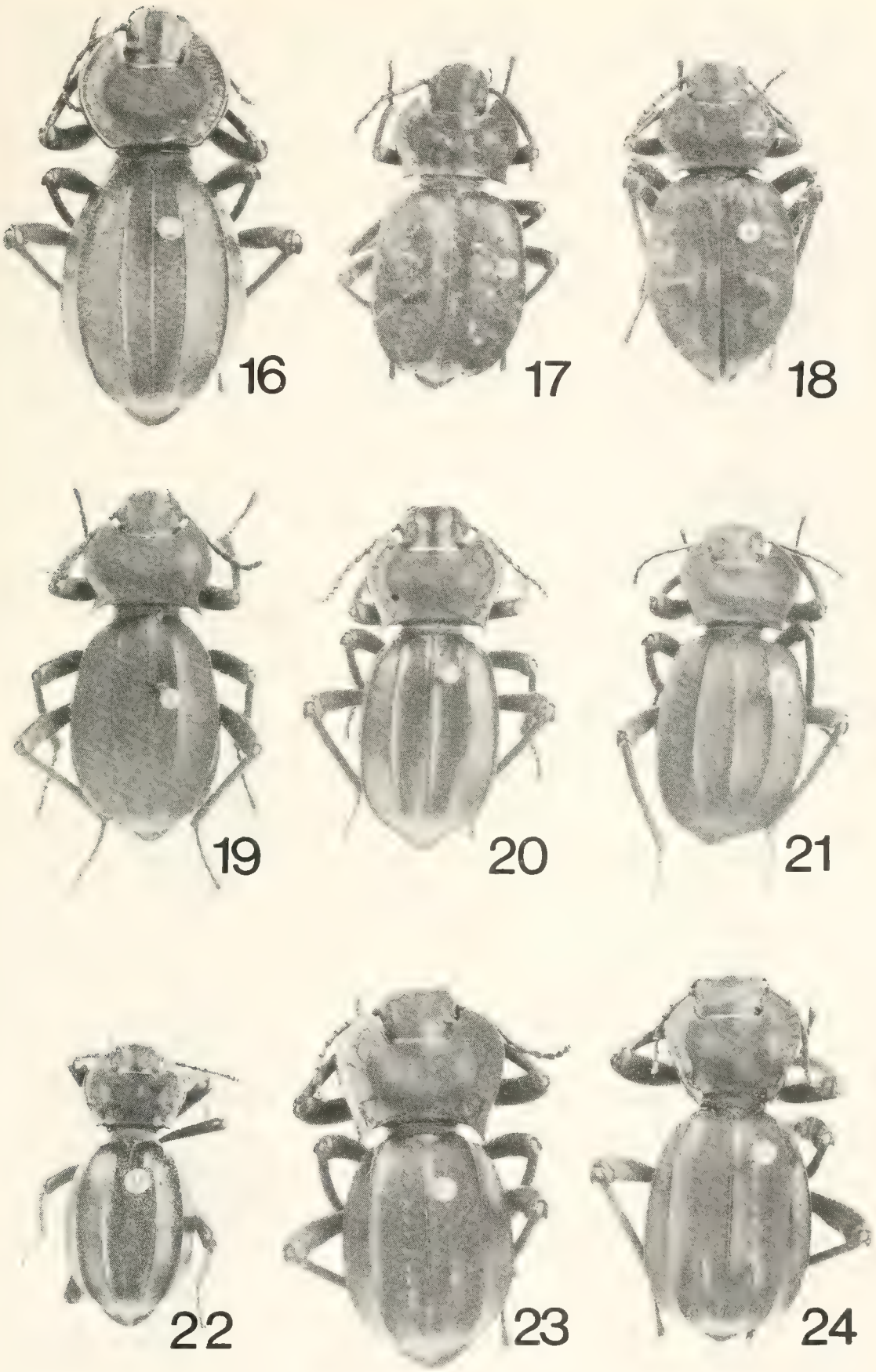


Abb. 16–24. Dorsalansicht verschiedener *Akis*-Arten. – 16. *richteri* (Marokko), – 17. *bacarozzo* (Südfrankreich), – 18. *subterranea* (Malta), – 19. *elegans* (Marokko), – 20. *goryi* (Algerien), – 21. *goryi* var. gestroi (Libyen), – 22. *biskrensis* (Syntypus, Algerien), – 23. *elevata* (Jordanien), – 24. *subtricostata* (Syrien). – Vergrößerung: 2,3 x.

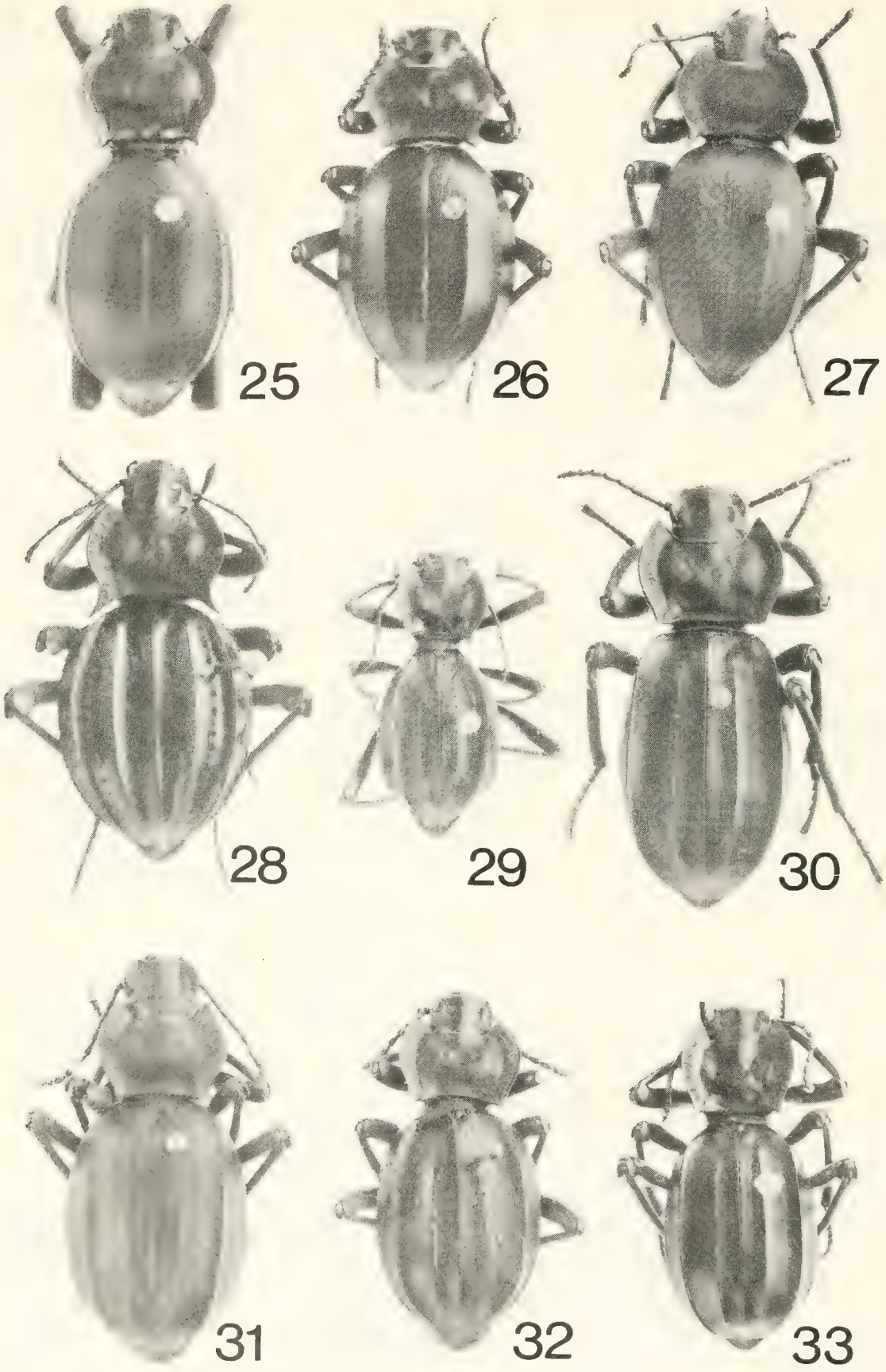


Abb. 25–33. Dorsalansicht verschiedener *Akis*-Arten. – 25. *spinosa* var. algeriana (Algerien), – 26. *spinosa* typ. (Sizilien), – 27. *spinosa* (Spanien: Almeria), – 28. *granulifera* (Südwestspanien), – 29. *bernhaueri* (Syntypus, Cyrenaika), – 30. *latreillei* (Israel), – 31. *italica* (Italien), – 32. *italica* (Libyen), – 33. *italica* (Syrien). – Vergrößerung: 2,3 x.

und die gerippten und tuberkulierten (*granulifera*) Formen entwickelt. Die Areale von *spinosa* und *granulifera* (Abb. 4) berühren sich in Spanien, sind aber offensichtlich nirgendwo überlappend.

Akis heydeni, stricticollis. – Vielleicht ist die außerordentliche Verlängerung der Pronotum-Vorderecken bei *stricticollis* nur eine lokale Variation von *heydeni* oder der Beginn einer Artentrennung. Beide Areale liegen nebeneinander in Marokko (Abb. 5).

Akis bernhaueri, elevata, italica, subtricostata. – Diese Arten zeichnen sich durch zwei mehr oder weniger ausgeprägte Dorsalrippen auf den Elytren aus, wobei die innere der Naht auffällig genähert ist. Bei *bernhaueri, elevata* und *subtricostata* ist die innere Dorsalrippe vorne in Tuberkel aufgelöst, bei *italica* ist auch diese komplett. Die Arten *elevata/subtricostata* unterscheiden sich markant durch die Ausprägung der Pronotum-Hinterecken und besitzen ein wahrscheinlich überlappendes Areal in Jordanien und Israel (nach Material im SMNS). Die nur aus kleinem Areal bekannte *bernhaueri* (Cyrenaika) ist vom großen Areal der *italica* eingeschlossen und vielleicht nur eine lokale Variation.

Akis costitubera, tingitana. – Die Oberflächenstruktur der Elytren beider Arten ist ähnlich, weshalb beide möglicherweise näher verwandt sind. Allerdings ist *tingitana* (Marokko) oben ganz flach, während *costitubera* (Libyen) mehr gewölbt ist. Beide Areale sind weit disjunkt voneinander geschieden (Abb. 6).

6. Bestimmungstabelle der *Akis*-Arten

1 Elytren ohne Dorsalrippen, Lateralrippen oder Tuberkelreihen . . . . ***discoidea*** (Abb. 7)
— Elytren mit mindestens 1 Rippe oder Tuberkelreihe 2
2 Elytren mit Lateralrippe, sonst aber ohne Struktur 3
— Elytren neben der Lateralrippe mit weiteren Rippen oder Tuberkeln 5
3 Die falschen Epipleuren der Elytren unmittelbar an der Lateralrippe senkrecht abfallend, von oben nicht sichtbar. Seiten des Pronotum normal aufgebogen 4
— Die falschen Epipleuren der Elytren von oben sichtbar, da Lateralrippe etwas nach innen gerückt. Seiten des Pronotum beim ♂ auffällig nach oben gebogen . . . . ***sansi*** (Abb. 10)
4 Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen ganz flach . . . . . ***elongata*** (Abb. 9)
— Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen gewölbt . . . . . ***acuminata*** (Abb. 8)
5 Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen nur mit Tuberkelreihen, mit oder ohne Querrunzeln 6
— Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen mit 1–2 glatten Dorsalrippen, manchmal die innere Dorsalrippe vorne in Tuberkel aufgelöst oder neben den Dorsalrippen noch zusätzliche Tuberkelreihen 11
6 Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen nur mit Tuberkelreihen 7
— Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen mit Tuberkelreihen und zusätzlich mit Querrunzeln 10
7 Scheibe der Elytren flach, mit 2–3 Tuberkelreihen 8
— Scheibe der Elytren gewölbt, mit 4–5 Tuberkelreihen 9
8 Scheibe der Elytren flach, mit 2 Tuberkelreihen, größte Elytrenbreite in der Mitte . . . . . ***reflexa*** (Abb. 13)
— Scheibe der Eyltren flach, mit 3 Tuberkelreihen, größte Elytrenbreite hinter der Mitte . . . . . ***tingitana*** (Abb. 14)
9 Elytren langgestreckt, größte Elytrenbreite in der Mitte, alle Tuberkelreihen auf den Elytren formieren sich zu gezähnten Längsrippen . . . . . ***bremeri*** (Abb. 15)
— Elytren bauchig, größte Elytrenbreite hinter der Mitte, innere Tuberkel isoliert, nur die äußeren formieren sich zu gezähnten Längsrippen . . . . . ***costitubera*** (Abb. 12)

10 Falsche Epipleuren hinten mit mindestens 1 Tuberkelreihe, Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen mit Querrunzeln und vielen isolierten Tuberkeln . ***bacarozzo*** (Abb. 17)
— Falsche Epipleuren hinten mit 1 Längskiel, Scheibe der Elytren zwischen den Lateralrippen mit Querrunzeln und nur wenigen isolierten Tuberkeln . . ***subterranea*** (Abb. 18)

11 Scheibe der Elytren zwischen Lateralrippe und Naht mit 2 Dorsalrippen, davon die innere vorne in Tuberkel aufgelöst **12**
— Scheibe der Elytren zwischen Lateralrippe und Naht mit 1–2 glatten Dorsalrippen, diese manchmal schwach ausgebildet **14**
12 Körper klein (14–16 mm), Elytren ohne Schultern, größte Elytrenbreite in der Mitte . . . . . ***bernhaueri*** (Abb. 29)
— Körper groß (17–23 mm), Elytren mit Schultern, größte Elytrenbreite deutlich hinter der Mitte **13**
13 Pronotum breiter als Elytren, Pronotum-Hinterrand beim ♂ gleichmäßig zu den spitzen Hinterwinkeln ausgerandet . . . . . ***elevata*** (Abb. 23)
— Pronotum schmäler als Elytren, Pronotum-Hinterrand beim ♂ winkelig zu den spitzen Hinterwinkeln ausgeschnitten . . . . . ***subtricostata*** (Abb. 24)
14 Elytren zwischen Lateralrippe und Naht mit 1 Dorsalrippe **15**
— Elytren zumindest hinten zwischen Lateralrippe und Naht mit 2 Dorsalrippen **18**
15 Die Dorsalrippe ziemlich genau in der Mitte zwischen Lateralrippe und Naht, ausnahmsweise außen neben der Dorsalrippe noch mit kurzer Tuberkelreihe oder Dorsalrippe vorne in längliche Tuberkel aufgelöst . . . . . ***goryi*** (Abb. 20–21)
— Die Dorsalrippe entweder der Naht oder der Lateralrippe deutlich genähert **16**
16 Die Dorsalrippe der Naht genähert, die falschen Epipleuren der Elytren überragen seitlich etwas die Lateralrippe und sind von oben teilweise sichtbar . . . . . ***latreillei*** (Abb. 30)
— Die Dorsalrippe der Lateralrippe genähert, die falschen Epipleuren unmittelbar senkrecht neben der Lateralrippe abfallend und nicht von oben sichtbar **17**
17 Pronotum-Vorderecken sehr stark vorragend, Pronotum mit diesen Ecken etwa so lang wie breit . . . . . ***stricticollis*** (ohne Abb.)
— Pronotum-Vorderecken normal vorragend, Pronotum quer . . . . . ***heydeni*** (Abb. 11)
18 Zwischen den 2 Dorsalrippen mit zusätzlicher Tuberkelreihe . . . . ***granulifera*** (Abb. 28)
— Zwischen den 2 Dorsalrippen keine zusätzliche Tuberkelreihe **19**
19 Pronotum-Seiten gleichmäßig gerundet, Hinterecken abgerundet und nicht dornförmig verlängert . . . . . ***richteri*** (Abb. 16)
— Pronotum-Seiten vor den dornförmig verlängerten Hinterecken ausgebuchtet **20**
20 Die innere Dorsalrippe ist der Naht deutlich mehr genähert als der äußeren Dorsalrippe, die beiden inneren Dorsalrippen verlaufen annähernd parallel . . . . ***italica*** (Abb. 31–33)
— Die innere Dorsalrippe ziemlich genau in der Mitte zwischen Naht und äußerer Dorsalrippe, die beiden inneren Dorsalrippen schließen zusammen ein ovales Feld ein **21**
21 Beide Dorsalrippen markant kielförmig und gleichartig **22**
— Die Dorsalrippen schwächer ausgeprägt, manchmal die innere Dorsalrippe nur noch als Anlage vorhanden, in sehr seltenen Ausnahmen auch völlig geschwunden . . . . . ***spinosa*** (Abb. 25–27)
22 Lateralrippe mit der äußeren Dorsalrippe in der vorderen Elytrenhälfte verbunden, nur ausnahmsweise verläuft die äußere Dorsalrippe getrennt, dann fallen die Elytrenseiten aber im vorderen Elytrendrittel unmittelbar von der äußeren Dorsalrippe senkrecht ab . . . . . ***elegans*** (Abb. 19)
— Lateralrippe niemals mit der äußeren Dorsalrippe verbunden, der Zwischenraum zwischen äußerer Dorsalrippe und Lateralrippe auch im vorderen Elytrendrittel von oben sichtbar . . . . . ***biskrensis*** (Abb. 22).

7. Literatur

ARDOIN, P. (1979: Une nouvelle espèce d'*Akis* (Coleoptera: Tenebrionidae) de l'île de Formentera, Baléares. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer **74**: 155–157; Krefeld.

ESCALERA, M. (1934): Especies nuevas de *Akis* de Marruecos y del Sáhara occidental (Col. Ten.). – Eos **9**: 301–310; Madrid.

ESPAÑOL, F. (1954): Los tenebrionidos (Col.) de Baleares. – Trab. Mus. Cienc. nat. Barcelona (NS, Zoológica) **1**: 1–96; Barcelona.

– (1959): Los Akidini de la fauna española. – Eos **35**: 171–188; Madrid.

GEBIEN, H. (1936): Katalog der Tenebrioniden, Teil I. – Pubbl. Mus. ent. Pietro Rossi **2**: 505–883; Udine.

GRIMM, R. (1985): Zur Kenntnis der Tenebrioniden aus Süditalien (Insecta: Coleoptera). – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **379**: 1–32; Stuttgart.

– (1986): Tenebrionidae vom Maltesischen Archipel (Insecta: Coleoptera). – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **392**: 1–17; Stuttgart.

KASZAB, Z. (1982): Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Tenebrionidae (part 2). – Fauna of Saudi Arabia **4**: 124–243; Basel.

KOCH, C. (1935): Wissenschaftliche Ergebnisse der entomologischen Expedition seiner Durchlaucht des Fürsten A. DELLA TORRE E TASSO nach Aegypten und auf die Halbinsel Sinai. VII. Tenebrionidae (Coleoptera). – Bull. Soc. r. ent. Égypte **19**: 1–111; Cairo.

– (1939): Die Käfer der libyschen Ausbeute des Herrn GEORG FREY. – Mitt. münch. ent. Ges. **29**: 216–293; München.

– (1944a): Die Tenebrioniden Kretas. – Mitt. münch. ent. Ges. **34**: 255–386; München.

– (1944b): Über die Tenebrioniden der Gipfelfauna des Hohen und Mittleren Atlas Marokkos (Col. Tenebr.). – Eos **20**: 387–433; Madrid.

PEYERIMHOFF, P. (1931): Mission scientifique du Hoggar. Coléoptères. – Mém. Soc. hist. nat. Afr. N. **2**: 5–173; Algier.

PORTA, A. (1934): Fauna Coleopterorum Italica IV. Heteromera – Phytophaga, 415 pp.; Piacenza.

REITTER, E. (1904): Bestimmungstabelle der europäischen Coleopteren. LIII. Heft (53). Tenebrionidae (III. Theil). – Verh. naturf. Ver. Brünn **42**: 25–189; Brünn.

SCHUSTER, A. (1919): Neue paläarktische Tenebrioniden (Col.) II. – Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer **15**: 27–33; Berlin.

STRASSEN, R. ZUR (1957): Zur Kenntnis der Arten-Gruppe *Akis spinosa* Linnaeus, *genei* Solier und *granulifera* Sahlberg (Ins. Col. Tenebr.). – Senckenberg. biol. **38**: 41–59; Frankfurt.

THÉRY, A. (1931): Notes d'entomologie Marocaine et Nord-Africaine (Huitième note). *Akis stricticollis* n. sp. – Bull. Soc. Sci. nat. Maroc **11**: 26; Rabat.

Anschrift des Verfassers:

Dr. WOLFGANG SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 2 4 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 404	6 S.	Stuttgart, 1. 12. 1987

Land-Isopoden aus dem Kaukasus-Gebiet
1. *Cylisticus caucasius* Verhoeff

Terrestrial Isopods from the Caucasus Region
1. *Cylisticus caucasius* Verhoeff

Von Helmut Schmalfuss, Stuttgart

Mit 13 Abbildungen

Summary

Cylisticus caucasius Verhoeff, 1917 is recognizably redescribed after a type-specimen and new collections from the western Caucasus. The diagnostic characters are figured, and the phylogenetic relationships are discussed.

Zusammenfassung

Cylisticus caucasius Verhoeff, 1917 wird nach einem Typenexemplar und nach neuen Aufsammlungen aus dem westlichen Kaukasus erkenntlich beschrieben. Die diagnostischen Merkmale werden abgebildet und die verwandtschaftlichen Beziehungen diskutiert.

Резюме

На основании переисследования типового экземпляра и свежих материалов переописана мокрица Cylisticus caucasius Verhoeff, 1917 из западной части Кавказа. Даны отличительные признаки, обсуждается систематическое положение.

1. Einleitung

Verhoeff hat 1917 *Cylisticus caucasius* von „Gagri an der Schwarzmeerküste des Kaukasus" beschrieben. Die Beschreibung enthält eine Abbildung, die die Lage der Noduli laterales wiedergibt. Von den übrigen diagnostischen Merkmalen existieren leider keine Abbildungen. Darüber hinaus sind die verbalen Angaben zu den männlichen I. Pleopoden-Exopoditen („1. Exopodite denen des *convexus* gleichend") falsch. Da mir eine Reihe von *Cylisticus*-Proben aus dem Kaukasus vorliegen, wurde

ein im Britischen Museum verfügbares Typen-♂ nachuntersucht und nachbeschrieben, um in Zukunft eine sichere Bestimmung dieser Art zu ermöglichen.

In dem mir vorliegenden Kaukasus-Material ließen sich nach diesen Vorarbeiten eine Reihe von Tieren dem *C. caucasius* zuordnen. Die neuen Funde ermöglichen es, das Verbreitungsgebiet dieser Art zu umreißen.

Dr. S. Golovatch (Moskau) und Prof. J. Martens (Mainz) danke ich für die Möglichkeit, das von ihnen und weiteren sowjetischen Kollegen gesammelte Land-Isopoden-Material zu bearbeiten. J. Ellis (British Museum London) bin ich für die Ausleihe von Typen-Material dankbar.

Abkürzungen: B.M.London = British Museum (Natural History) London; – *S.M.N.Stuttgart* = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; – *Z.M.Moskau* = Zoologisches Museum der Lomonosov-Universität Moskau.

2. *Cylisticus caucasius* Verhoeff, 1917

Cylisticus caucasius: Verhoeff 1917: 150 (Abb. 3), 152, 157.

Borutzky (1961: 41) führt *C. caucasius* von mehreren Fundorten im westlichen Kaukasus an. Es bleibt unsicher, ob es sich hierbei wirklich um *caucasius* handelt. Nach Borutzkys Zeichnung des männlichen I. Pleopoden-Exopoditen ist dies nicht der Fall.

Untersuchtes Material

♂, 8 mm lang, leicht beschädigt (Hololectotypus, hiermit designiert), „Gagri an der Schwarzmeerküste des Kaukasus" (zwischen Sotschi und Suchumi, auf heutigen Karten: Gagra), leg. Dr. N. Lignau (B.M.London, Verhoeff 1917) (Abb. 1, Nr. 10). – 5 ♂♂, 1 ♀, Provinz Krasnodar, „Sochi, Khosta, *Taxus* & *Buxus* forest with *Fagus*", leg. Golovatch 15. V. 1985 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 1). – 1 ♀, Provinz Krasnodar, „Sochi, ca. 8 km E Khosta, cave ‚Our Lady', *Buxus, Fagus, Acer* etc. forest near entrance", leg. Golovatch 16. V. 1985 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 1). – 1 ♂, 1 juv., Georgien, „Abkhazia, Gudanta distr., 1–3 km N Duripsh, 300–400 m, *Buxus* & *Fagus* forest near stream", leg. Ushakov 9. IX. 1985 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 2). – 1 ♀, Georgien, „Abkhazia, Gumista State Reserve, Upper Tsumur", leg. Ushakov 24. IX. 1985 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 3). – 4 ♂♂, 5 ♀♀, Georgien, „Abkhazia, environs of Sukhumi, village upper Kelassuri, near cave Kelassuri", leg. Golovatch 27. X. 1981 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 4). – 1 ♂, 3 ♀♀, Georgien, Umgebung von Kutaissi, „Sataplia State Reserve, *Buxus* forest", leg. Golovatch 25. X. 1981 (S.M.N.Stuttgart, Isopoden-Sammlung Nr. 13006) (Abb. 1, Nr. 5). – 3 ♀♀, Georgien, „Tshaltubo, near Cave Belaya (= Tetra), deciduous forest", leg. Golovatch 26. X. 1981 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 6). – 1 ♀, Georgien, „15 km NE of Kutaissi, near Cave Tsutskhvati, deciduous forest", leg. Golovatch 24. X. 1981 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 7). – 1 ♀, Georgien, „Tkibuli distr., 14 km E of Tkibuli, village Mukhura, *Quercus* & *Fagus*", leg. Golovatch 23. X. 1981 (Z.M.Moskau) (Abb. 1, Nr. 8). – 1 ♂, 1 ♀, Georgien, „Oni distr., 10 km NE of Shovi, *Abies, Alnus* & *Fagus* forest", 2000 m, leg. Golovatch 21. X. 1981 (S.M.N.Stuttgart, Isopoden-Sammlung Nr. 13007) (Abb. 1, Nr. 9).

Verbreitung

Als gesicherte Fundorte von *C. caucasius* können nur die oben genannten gelten (siehe Karte Abb. 1). Die Art ist demnach im westlichen Kaukasus-Gebiet südlich der Hauptkette verbreitet, wo sie von Meereshöhe bis 2000 m in Mischwald-Biotopen gefunden wurde.

Beschreibung

Färbung: Braun mit den üblichen gelben Muskelflecken, eine auffällige gelbliche Fleckenreihe an den Epimerenbasen. Das abgebildete ♂ aus Kutaissi besitzt einen gelben Kopf, gelbe Uropoden-Protopodite und aufgehellte Epimerenränder.

Abb. 1. Karte des Kaukasus-Gebiets mit den Fundorten 1–10 von *Cylisticus caucasius*.

Körpermaße: ♂ maximal 10 × 4.5 mm, ♀ maximal 14 × 5.7 mm. Die im Mai gesammelten Tiere sind kleiner als die Herbsttiere vom Oktober. Keines der untersuchten ♀♀ besitzt ein Marsupium. Dies läßt darauf schließen, daß die Art nur eine Fortpflanzungsperiode erlebt, die im zeitigen Frühjahr stattfinden müßte.

Morphologie: Kopf mit schwach vorgewölbtem Mittellappen, der nach unten in einen weiter vorstehenden nasenartigen Grat übergeht (Abb. 2). Pereontergite glatt, Epimeren flach in einem Winkel von ca. 65° abfallend. Pereon-Epimer I hinten flach eingebuchtet, mit einem kräftig ausgeprägten Randwulst (Abb. 3). Noduli laterales am II., IV. und VII. Tergit hochgerückt, am I. Tergit vom Vorderrand weiter entfernt als vom Seitenrand (Abb. 4). Pleon-Epimeren V parallel oder leicht konvergierend (Abb. 5–6), Telson an den Seiten stark eingebuchtet, Länge des spitzen Endfortsatzes etwas variabel (Abb. 5–6). Glieder der Antennengeißel ungefähr gleich lang (Abb. 7). Merus und Carpus beim ♂ an den Pereopoden I–IV mit Bürste. Ischium des männlichen Pereopod VII ventral leicht eingebuchtet, distal und proximal je ein Büschel dünner Haarborsten, dazwischen mit ca. 8 langen Borsten (Abb. 9), die Grube auf der kaudalen Oberfläche distal von gekrümmten Börstchen gesäumt. Pleopoden-Exopodit I ♂ eiförmig mit sehr breit gerundetem Hinterlappen (Abb. 10–11). Pleopoden-Exopodit I des ♀ siehe Abb. 12. Endopodit I ♂ mit rechtwinklig abgebogener Spitze, die in situ nach lateroventral gerichtet ist (Abb. 13). Exopodit II ♂ siehe Abb. 14, Uropoden (Abb. 6) ohne Geschlechtsdimorphismus.

Die wichtigsten diagnostischen Merkmale der Art sind die spezifische Anordnung der Noduli laterales und der eiförmige Pleopoden-Exopodit I ♂.

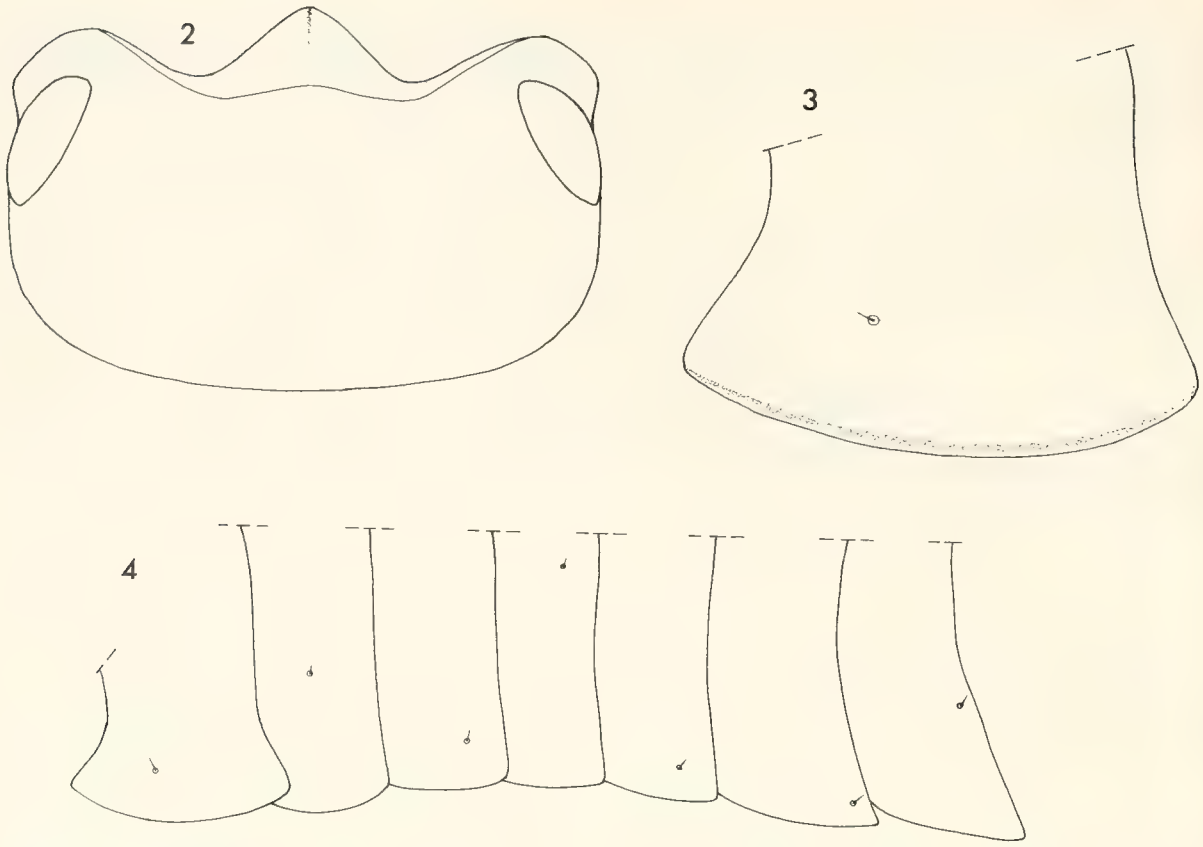


Abb. 2–4. *Cylisticus caucasius.* – 2. Hololectotypus, ♂, 8 mm lang, Kopf von dorsal; – 3. Hololectotypus, ♂, Pereon-Epimer I; – 4. ♂ vom Fundort Nr. 5, 10 mm lang, Pereon-Epimeren von dorsolateral mit Noduli laterales.

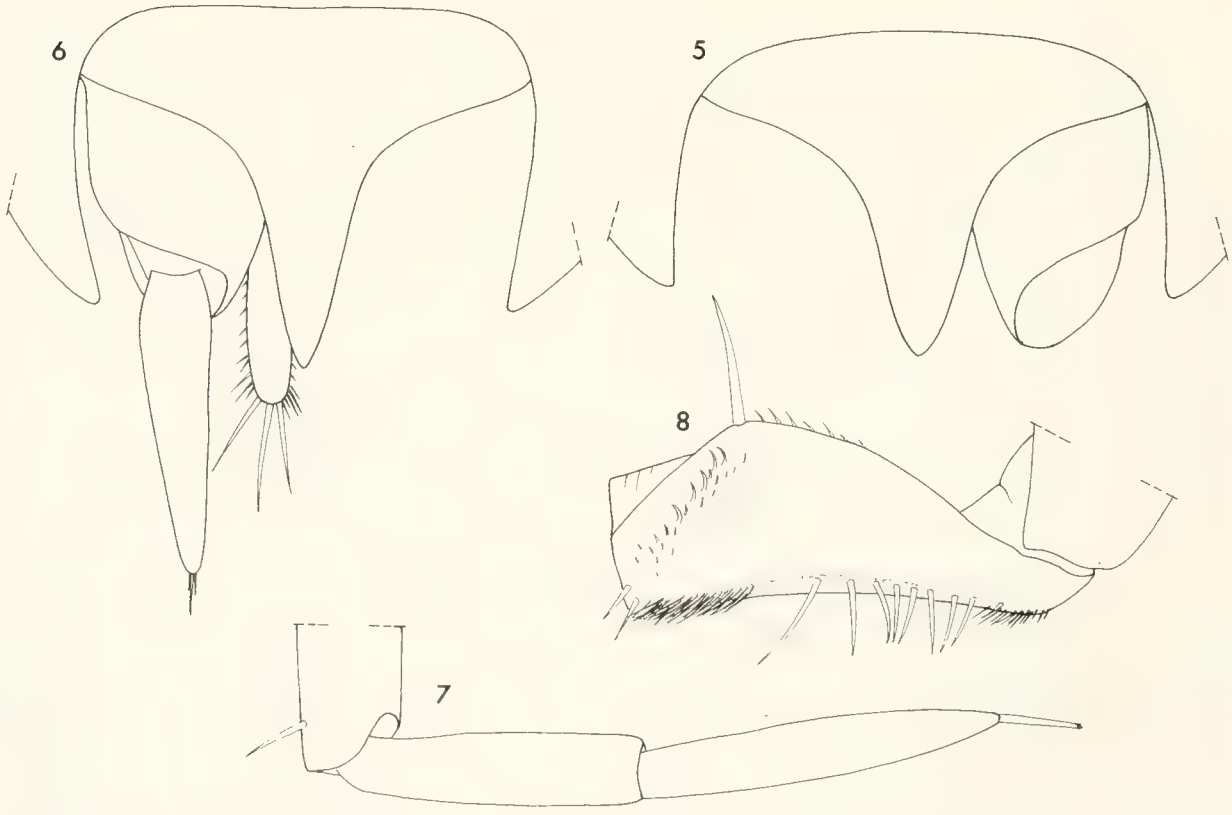


Abb. 5–8. *Cylisticus caucasius.* – 5. Hololectotypus, ♂, 8 mm lang, Telson; – 6. ♂ vom Fundort Nr. 2, 9.5 mm lang, Telson und Uropoden; – 7. ♂ vom Fundort Nr. 5, 10 mm lang, Antennengeißel; – 8. Hololectotypus, ♂, Ischium VII von kaudal.

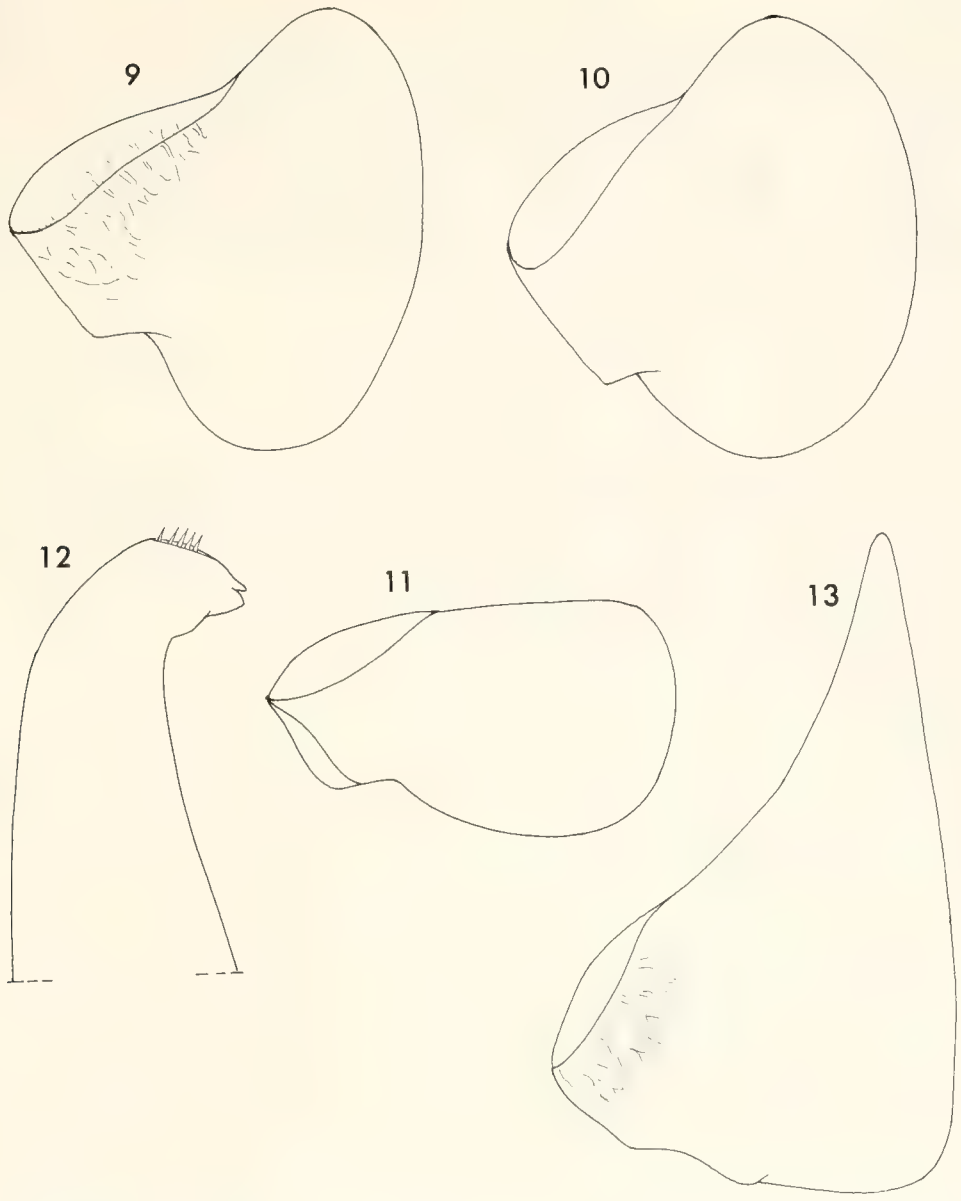


Abb. 9–13. *Cylisticus caucasius.* – 9. Hololectotypus, ♂, 8 mm lang, Pleopoden-Exopodit I; – 10. ♂ von Fundort Nr. 5, 10 mm lang, Pleopoden-Exopodit I; – 11. ♀ von Fundort Nr. 5, 12.5 mm lang, Pleopoden-Exopodit I; – 12. Hololectotypus, ♂, Spitze des Pleopoden-Endopoditen I; – 13. ♂ von Fundort Nr. 5, 10 mm lang, Pleopoden-Exopodit II.

Verwandtschaftliche Beziehungen

Cylisticus caucasius gehört zur *Cylisticus-convexus*-Gruppe, die im osteuropäisch-vorderasiatischen Raum verbreitet ist. Ein auffälliges abgeleitetes Merkmal dieser Gruppe sind die Langborsten an der Ventralseite des männlichen Ischium VII. Soweit aus den bisher vorliegenden Beschreibungen ersichtlich ist, gehören zu dieser Gruppe neben der Expansiv-Art *C. convexus* unter anderem *C. transsylvanicus* Verhoeff, 1908 (= *C. major* Radu, 1951) und *C. brachyurus* Radu, 1951 aus Rumänien, *C. kosswigi* Strouhal, 1953 und *C. opacus* Arcangeli, 1938 aus der Türkei und einige der von Borutzky aus dem Kaukasus-Gebiet beschriebenen Arten.

Eine Aufteilung der Gattung *Cylisticus* im bisherigen Sinne in verschiedene Untergattungen oder eigenständige Gattungen ist sicherlich gerechtfertigt. Da *C. convexus* die Typus-Art der Gattung *Cylisticus* ist, muß die *convexus*-Gruppe in jedem Fall als Untergattung *Cylisticus* oder als Gattung *Cylisticus* weitergeführt werden. Gesicherte Angaben über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *convexus*-

Gruppe können noch nicht gemacht werden, da die vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen dafür nicht ausreichen. Möglicherweise ist jedoch *C. opacus* aus der Zentral-Türkei der nächste Verwandte von *C. caucasius;* dafür spräche der verkürzte und abgerundete Hinterlappen des Pleopoden-Exopoditen I ♂ des *opacus* (cf. STROUHAL 1953: 363, Abb. 15), der damit eine Übergangsform darstellt von dem ralativ spitz ausgezogenen Hinterlappen der übrigen Arten der *convexus*-Gruppe zu der stark gerundeten, eiförmigen Gestalt bei *C. caucasius.*

3. Literatur

BORUTZKY, E. (1961): Neue und wenig bekannte Arten der Gattung *Cylisticus* (Isopoda terrestria) der USSR. – Sbornik Trud. zool. Mus. MGU **8**: 29–46; Moskau. [russisch]

STROUHAL, H. (1953): Die Cylisticini (Isop. terr.) der Türkei. – Revue Fac. Sci. Univ. Istanbul (Sér. B) **18**: 353–372; Istanbul.

VERHOEFF, K. (1917): Über mediterrane Oniscoideen, namentlich Porcellioniden. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. **73**: 144–173; Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. HELMUT SCHMALFUSS, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 24 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 405	15 S.	Stuttgart, 1. 12. 1987

Studien an afrikanischen und arabischen Sippen von *Becium* und *Ocimum* (Lamiaceae). Teil I

Studies in African and Arabian Taxa of *Becium* and *Ocimum* (Lamiaceae). Part I

Von Oskar Sebald, Stuttgart

Mit 10 Abbildungen

Summary

A new species, *Becium minutiflorum* Sebald **spec. nov.**, is described. A new subgenus of *Becium*, *Orthobecium* Sebald **subgen. nov.** and a new section in *Becium* subgenus *Becium*, sect. *Serpyllifolium* Sebald **sect. nov.** are established. Additionally some nomenclatural changes are communicated: *Ocimum jamesii* Sebald **nom. nov.**, *Becium dhofarense* Sebald **nom. nov.**, *Becium centrali-africanum* (Fries) Sebald **comb. nov.**, *Becium fimbriatum* (Briq.) Sebald **comb. nov.**, *Becium fimbriatum* var. *angustilanceolatum* (De Wild.) Sebald **comb.** et **stat. nov.**, *Becium fimbriatum* var. *ctenodon* (Gilli) Sebald **comb.** et **stat. nov.**

Zusammenfassung

Es wird eine neue Art, *Becium minutiflorum* Sebald **spec. nov.** beschrieben. Ein neues Subgenus von *Becium*, *Orthobecium* Sebald **subgen. nov.** und eine neue Sektion in *Becium* subgen. *Becium*, sect. *Serpyllifolium* Sebald **sect. nov.**, werden aufgestellt. Ferner werden einige nomenklatorische Änderungen mitgeteilt: *Ocimum jamesii* Sebald **nom. nov.**, *Becium dhofarense* Sebald **nom. nov.**, *Becium centrali-africanum* (Fries) Sebald **comb. nov.**, *Becium fimbriatum* (Briq.) Sebald **comb. nov.**, *Becium fimbriatum* var. *angustilanceolatum* (De Wild.) Sebald **comb.** et **stat. nov.**, *Becium fimbriatum* var. *ctenodon* (Gilli) Sebald **comb.** et **stat. nov.**

1. Einleitung

Bei Vorarbeiten für eine Revision der Gattung *Becium* J. Lindley und bei der Bearbeitung der Gattung *Ocimum* L. für das „Flora of Ethiopia Project" ergaben sich einige taxonomische und nomenklatorische Befunde, die hier vorab mitgeteilt werden sollen.

Für die bereitwillige Ausleihe von Herbarmaterial danke ich bestens den Leitern der mit den entsprechend dem Index Herbariorum üblichen Abkürzungen genannten Sammlungen. Herrn H. Lumpe danke ich für die Anfertigung der Fotografien.

Abb. 1. *Ocimum jamesii* Sebald nom. nov. (Ellis 216, S). – Foto: H. Lumpe.

2. *Ocimum* L. (1753)

2.1. *Ocimum jamesii* Sebald **nom. nov.**

Ocimum tomentosum Oliver in HOOK., Icon. pl. 21: t. 1539 (1886) nom. illeg., non *Ocimum tomentosum* Lam., Encycl. 1: 387 (1785). – Typus: Somalia, JAMES & THRUPP s. n. (holo. K!). – **Abb. 1.**

Ocimum tomentosum Oliver ist ein jüngeres Homonym zu *Ocimum tomentosum* Lam.. Der erforderliche neue Name wurde nach einem der Sammler des Typusbeleges, F. L. JAMES (1851–1890), gewählt. Diese Art kommt in Nord-Somalia und in der äthiopischen Provinz Harar vor.

2.2. Die Identität von *Ocimum trichodon* Baker ex Gürke

Ocimum trichodon Baker ex Gürke in ENGLER, Pflanzenwelt Ostafr. C: 350 (1895); BAKER in Fl. Trop. Afr. 5: 338 (1900) pro parte. – Typus: Nyasaland, 1891, BUCHANAN 34 (holo. B †; excl. BUCHANAN 34 K!). – Neotypus: Nyasaland, Kondowe to Karonga, 2000–6000 ft., July 1894, A. WHYTE 327 (holo. K!). – **Abb. 2.**

O. trichodon wird öfters als konspezifisch mit *O. urticifolium* Roth (= *O. suave* Willd. cf. Abb. 3) betrachtet [cf. MORTON in Fl. West Trop. Afr. 2: 451 (1963) oder CUFODONTIS, Enum. pl. aeth.: 848 (1963)]. Zweifellos sind beide Taxa nah verwandt und gehören ihrerseits in die nächste Verwandtschaft von *O. gratissimum* L. Die Sippe *O. urticifolium* Roth (= *O. suave* Willd.) wird zum Teil nur als Varietät von *O. gratissimum* L. betrachtet [cf. HOOKER fil. in Fl. Brit. India 4: 609 (1885), CRAMER in Fl. Ceylon 3: 113 (1981)]. MORTON (1962: 232) hält dagegen *O. suave* und *O. gratissimum* für getrennte Arten. In Westafrika seien beide Sippen ganz verschieden und besäßen auch verschiedene Chromosomenzahlen.

Nun ergab es sich bei der Durchsicht von Herbarmaterial für das „Flora of Ethiopia Project" und nach eigenen Beobachtungen bei Äthiopien-Aufenthalten 1966 und 1968 in der Gegend des Tana-Sees, daß im Bereich von *urticifolium/trichodon* zwei verschiedene Sippen vorkommen. Schon PICHI-SERMOLLI (1951: 127) stellte ebenfalls in der Gegend des Tana-Sees in Äthiopien fest, daß dort neben *urticifolium* (= *suave*) noch eine zweite Sippe vorkommt, die sich vor allem durch einen robusteren Habitus in der Infloreszenz und etwas größere Calyces und Corollen auszeichnet. Die Brakteen sind relativ groß, oft breiter als lang und acuminat. Seiner Meinung nach stimmen diese robusteren Pflanzen mit dem in Kew liegenden Isotypus von *O. trichodon* überein und er belegte sie mit diesem Namen. Der Holotypus wurde im letzten Krieg im Berliner Herbar zerstört.

Auch TROUPIN & AYOBANGIRA (1985: 322) trennen in Rwanda *O. trichodon* und *O. urticifolium* als besondere Arten. Außer der robusteren Infloreszenz geben sie einige weitere Merkmale zur Unterscheidung an: Bei *O. trichodon* ist die Blattbasis weniger lang keilförmig ausgezogen, die Kelchoberlippe stärker am Tubus herablaufend und die Nüßchen sollen schwarz statt braun sein, außerdem ist *O. trichodon* mehr wollig-filzig behaart.

Bei einem Besuch 1986 in Kew konnte ich den Isotypus überprüfen. Der Typusumschlag enthält zwei Bogen. Der erste Bogen ist der bisher als Isotypus angesehene Beleg BUCHANAN 34. Nach meiner Feststellung entspricht dieser Beleg aber nicht der robusteren Sippe, sondern der Sippe, die man als *urticifolium* Roth in Afrika versteht. Die Pflanze auf dem zweiten Bogen (Nyasaland, Kondowe to Karonga, 2000–6000 ft., July 1894, A. WHYTE 327) dagegen entspricht weitgehend dem robu-

Abb. 2. *Ocimum trichodon* Gürke (DE WILDE & DE WILDE-DUYFJES 8801, WAG). – Foto: H. LUMPE.

Mus. Bot. Berol.
Film Nr. 5747

Abb. 3. *Ocimum suave* Willd. (Typus B-herb. Willd.). – Foto: Botanisches Museum Berlin-Dahlem; mit freundlicher Genehmigung.

sten, von PICHI-SERMOLLI mit dem Namen *trichodon* belegten Typ. Beide Aufsammlungen werden von BAKER (1900: 338) unter *trichodon* aufgeführt.

Die Beschreibung von GÜRKE, die nur auf dem zerstörten Holotypus beruht, ist ziemlich kurz und nur teilweise auf die wesentlichen diagnostischen Merkmale ausgerichtet. Die dort beschriebene Brakteenform spricht jedoch eher für den robusteren Typ. Auch einige von Berlin ausgehende Bestimmungen aus der Vorkriegszeit sprechen stark dafür, daß der Berliner Holotypus im Gegensatz zu der Pflanze in Kew dem robusteren Typ angehörte. Das würde bedeuten, daß die Typusaufsammlung gemischt war, was bei den beiden nah verwandten und im gleichen Gebiet vorkommenden Sippen leicht möglich gewesen sein könnte.

Unter der Annahme, daß der Beleg BUCHANAN 34 in Kew nicht dasselbe Taxon repräsentiert wie der Holotypus BUCHANAN 34 in Berlin, ergibt sich der Ausschluß des Belegs in Kew aus dem Typusmaterial und die Notwendigkeit einen Neotypus auszuwählen. Als Neotypus wurde der schon erwähnte Beleg A. WHYTE 327 in Kew ausgewählt.

O. trichodon-Belege wurden bisher aus Äthiopien, Rwanda, Burundi, Tansania, Malawi und Zambia bekannt. *O. trichodon* scheint besonders humide und montane Lagen zu bevorzugen. Mit Ausnahme einer Angabe liegen alle Höhen bisher über 1000 m. Neben den schon oben erwähnten Unterschieden zu *O. urticifolium* ist besonders die meist ausgeprägt dichte, wollige bis filzige, weiße Behaarung des Kelches (mit Ausnahme der Oberlippe) typisch, bei der auch öfters verzweigte Haare beteiligt sind.

O. trichodon und *O. urticifolium* (= *O. suave)* waren im Gelände recht gut zu trennen, allerdings gab es auch einige Herarbelege, die nicht so eindeutig zuzuordnen waren. Bis zu einer gründlichen Revision der Gruppe um *O. gratissimum* sollte *O. trichodon* wohl am besten als separate Art beibehalten werden.

Folgende Belege wurden *O. trichodon* zugeordnet:

Äthiopien. Eritrea: Medri Od Tesfa, Adi Ghebsus, 15. 10. 1905 fl., PAPPI 6600 (FI!). – Gondar Prov.: Alla base delle colline di Zefén tarara, ovest di Gorgora, 4. 3. 1937 fr., PICHI-SERMOLLI 2473 (FI!); boscaglia internamente alla foresta della sponda orient. del Nilo Azzurro al traghetto, 10. 2. 1937 fr., PICHI-SERMOLLI 2474 (FI!). – Godjam Prov.: Bahar Dar, 1800 m, Okt. 1966 fl., SEBALD 231, 598 (STU!). – Wollega Prov.: About 20 km E of Lekemti, 1800 m, 12. 11. 1965 fl., DE WILDE & DE WILDE-DUYFJES 8801 (WAG!). – Shewa Prov.: Bako, 1630 m, 10. 11.1981 fl., MESFIN TADESSE & KAGNEW 2069 (UPS!)
Burundi. Bururi Burambi, 1750 m, 14. 5. 1976 fl., REEKMANS 5101 (C!); Bujumbura, Mumasuma mission de Ruhinga, 1900 m, 6. 6. 1980 fl., REEKMANS 9313 (S!); Bujumbura, Rushubi mont. Bona, 1800 m, 28. 5. 1977 fl., REEKMANS 6234 (C!).
Tansania. Eastern Prov. (T 6): Ulanga Distr., Issongo, 1000 m, 7. 5. 1932 fl., SCHLIEBEN 2186 (S!, Z!). – Southern Highlands (T 7): Rungwe Distr., Kyimbila, 1200 m, 1912, STOLZ 841 (C!, LD!, O!, S!, STU!, Z!). – Southern Prov. (T 8): Lindi Distr., 10 km NNW of Kingupira, 125 m, 26. 5. 1975 fl., VOLLESEN 2389 (C!).
Zambia. Northern (N): Abercorn, 10. 7. 1964 fl., MUTIMUSHI 850 (SRGH!); near small lake 1 mile from Abercorn, 19. 7. 1930 fl., HUTCHINSON & GILLETT 3879 (SRGH!).
Malawi. Northern (N): Mzimba Distr.: Mzuzu, Marymount, 1370 m, 30. 9.1972 fl., PAWEK 5844 (SRGH!). – Central (C): Kota-kota Distr.: Nchisi Mountain, 1650 m, Juli 1931 fl., BRASS 17062 (SRGH!); Dedza Distr.: Dedza Mountain Forest Boundary on old kasumbu Road, 29. 6. 1971 fl., SALUBENI 1666 (SRGH!). – Southern (S): Zomba Distr.: Zomba Plateau, 1450 m, 5. 6. 1946 fl., BRASS 16271 (SRGH!).

3. *Becium* Lindley (1842)

3.1. *Becium dhofarense* Sebald **nom. nov.**

Orthosiphon comosus Baker in Kew Bull. 1895: 184 (1895) nom. illeg., non *Orthosiphon comosus* Wight ex Benth. in DC., Prodr. 12: 52 (1848); Blatter, Fl. Arab. 4: 367 (1923); Schwartz, Fl. Trop. Arab.: 232 (1939). – Typus: Oman, Dhofar Mountains, 2600 ft., 1895, J. Th. Bent 152 (holo. K!). – **Abb. 4, 5, 6.**

Differt a speciebus cognitis ceteris generis staminibus posterioribus non geniculatis et non appendiculatis, insertis distincte supra basim tubi, tubo corolla elongato non gibboso postice, staminibus exsertis longissime.

Frutex vel suffrutex usque 2 m altus. Folia ovata vel oblonga, serrata, obtusa, basim late cuneata vel brevissime angustata, sessilia vel breve petiolata usque 2 cm longa; lamina 2–10 cm longa, subtus incana, supra et subtus sparse pubescens, glandulis numerosis. Inflorescentia florens 3–10 cm longa verticillastris 6–15, inferis laxis, superis congestis; bracteae lineares mox deciduae, 5–10 mm longae, persistentes solum apicem inflorescentiae pro coma parva, locis insertionis bractearum cum glandula cupulata; pedicelli 1–3 mm longi, complanati, pubescentes. Calyx maturus 12–13 mm longus, maxime congruens cum calyce *Becii obovati;* dens posterior late rotundatus brevissime apiculatus, fere 5 mm longus, margine decurrenti ad tubum 1–2 mm; dentes laterales inconspicui, formantes marginem truncatam breve ciliatam calycis; dentes anteriori rigide subulati, c. 2 mm longi. Corolla alba vel violacea, 17–25 mm longa, tubo conspicue elongato 15–20 mm longo postice non gibboso; labium inferem 6–8 mm longum, late ellipticum, concavum, basim constrictum; labium superum semi-infundibiliforme, ± erectum, 6–10 mm longum lobis quatuor, mediis obovatis, c. 3 mm longis. Stamina exserta 25–40 mm ex tubo, anteriora fauci tubi inserta glabra, posteriora non geniculata vel appendiculata, inserta 8–9 mm supra basim tubi, pubescentia infra insertionem; antherae 1,3–1,6 mm longae thecis parallelis. Stylus bifidus, ramis acutis aequalibus 1–2 mm longis.

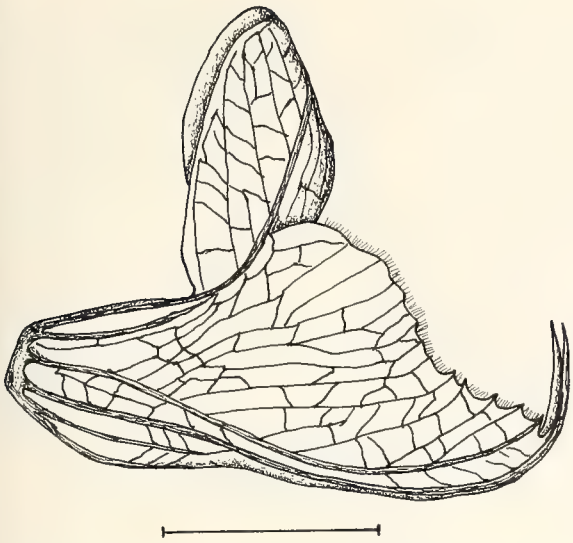
Becium dhofarense nom. nov. stimmt in der Gestalt des Kelches mit den typischen *Becium*-Arten um *B. obovatum* (Benth.) N.E.Br. gut überein (Abb. 5). Auch andere wesentliche Kennzeichen der Gattung *Becium* sind vorhanden: Napfförmige Drüsengebilde an den Insertionsstellen der früh abfallenden Brakteen, Antheren mit parallelen Theken, Stylus mit zwei spitzen, deutlichen Ästen. Als dagegen stark abweichende Merkmale sind die Höhe der Insertion und die Gestalt der hinteren Stamina sowie die Form der Corolla zu nennen. Die hinteren Stamina sind in ihrem unteren Teil nicht gekniet und ohne Anhängsel. Sie sind im Corollatubus viel höher inseriert als bei den anderen Arten und unterhalb der Insertion etwas behaart. Der Corollatubus (Abb. 6) ist sehr schlank und hinten nicht ausgebaucht. *B. dhofarense* stellt eine monotypische, wohl reliktäre systematische Einheit dar, die aber zu keiner anderen Gattung als *Becium* nähere Beziehungen erkennen läßt. Es erschien daher zweckmäßig, diese Sippe als bis jetzt monotypisches Subgenus den anderen *Becium*-Arten gegenüberzustellen.

Vorkommen: In Wadis, zwischen Kalksteinfelsen; 200–800 m.

Verbreitung: Endemisch in der Dhofar Provinz von Oman; Abb. 7.

Oman. Dhofar Prov.: Khadrafi, 16.42 N/ 53.09 E, 675 m, 29. 9. 1977 fl., Radcliffe-Smith 5302 (K!); Wadi Rahtaw, in the Qara Hills N of Ayn Arzat, 500 m, 5. 10. 1977 fl.,

Abb. 4. *Becium dhofarense* Sebald nom. nov. (RADCLIFFE-SMITH 5302, K). – Foto: H. LUMPE.



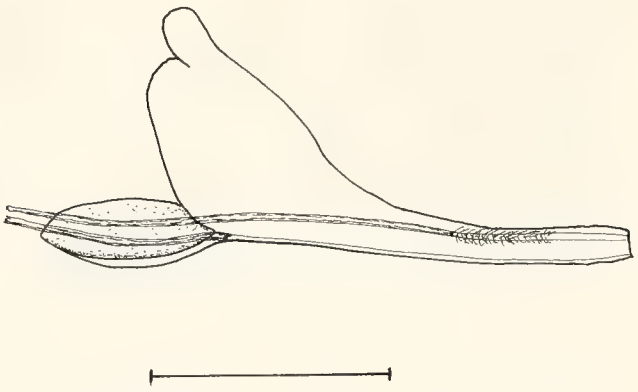


Abb. 5. Calyx von *Becium dhofarense* von der Seite (RADCLIFFE-SMITH 5353, K). – Maßstab: 5 mm [links].

Abb. 6. Corolla von *Becium dhofarense*, je ein unteres und oberes Filament eingezeichnet (RADCLIFFE-SMITH 5302, K). – Maßstab: 10 mm [rechts].

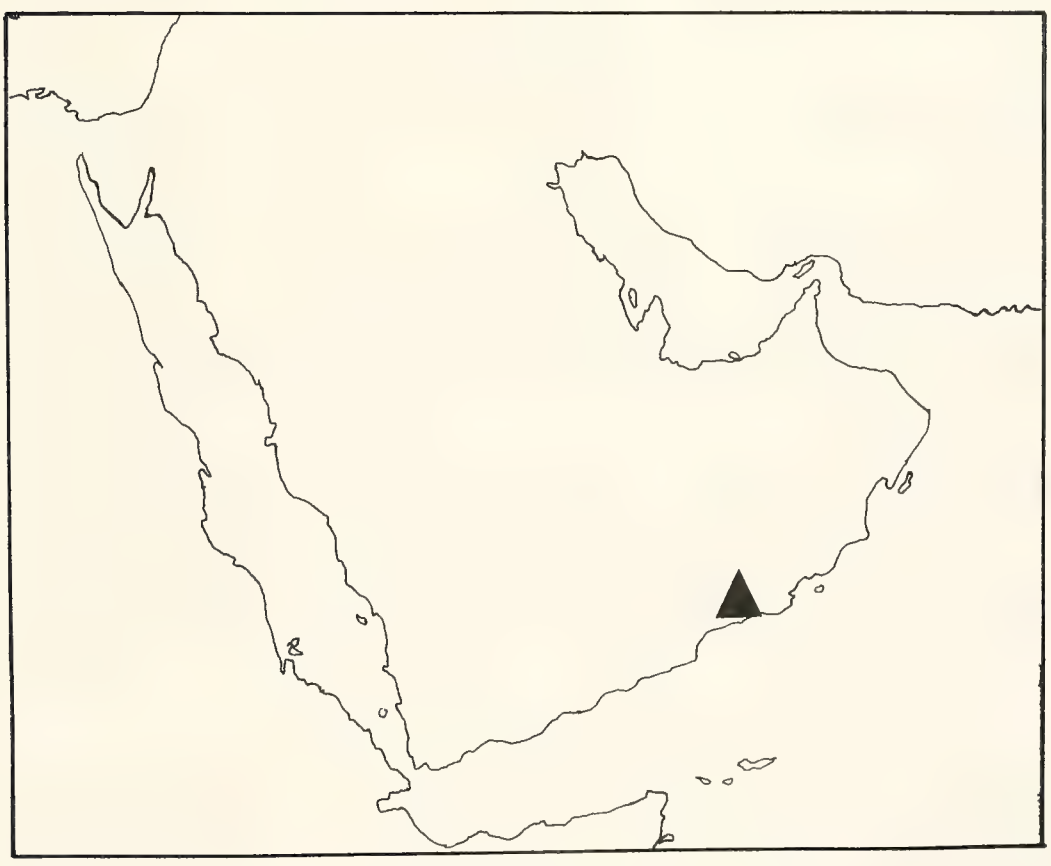


Abb. 7. Verbreitung von *Becium dhofarense*.

Radcliffe-Smith 5353 (K!); Wadi on Tawi Atair road about 5 km N of Taquah (17.02 N/ 54.26 E), 8. 11. 1984 fl., McLeish 302 (E!); Jebel Qara, Wadi Ayn Arzat, 200 m, 23. 9. 1979 fl., Miller 2172 (E!); Jebel Qara, N of Taqah, 400 m, 30. 9. 1979 fl., Miller 2359 (E!); Wadi Ghazir, 4. 7. 1982 fl., Maconochie 3558 (E!); Teetam, 23. 9. 1978 fl., Berkeley 97 (E!).

3.2. *Becium* subgen. *Orthobecium* Sebald **subgen. nov.**

Typus: *Becium dhofarense* Sebald

Differt a subgenere *Becium* filamentis posterioribus non geniculatis et non appendiculatis, in tubum corollae elongatum insertis distincte supra basin.

3.3. *Becium centrali-africanum* (R. E. Fries) Sebald **comb. nov.**

Basionym: *Ocimum centrali-africanum* R. E. Fries, Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod.-Kongo Exped. 1911–12, 1: 286 (1916). – Syntypi: Zambia: Prope Fl. Kalungwisi, 30. 10. 1911, R. E. Fries 1166 (holo. UPS!); Msisi prope Abercorn, Nov. 1911, R. E. Fries 1282 (holo. UPS!).
Syn.: *Becium homblei* (De Wild.) Duvign. & Plancke (1959); *Ocimum homblei* De Wild. (1921).
Ocimum katangense Robyns & Lebrun (1928).

3.4. *Becium fimbriatum* (Briq.) Sebald **comb. nov.**

Basionym: *Ocimum fimbriatum* Briquet in Bot. Jahrb. Syst. 19: 191 (1894). – Typus: Angola, Malandsche, auf trockenem Boden, Juli 1879, Mechow 165 (holo. B †, iso. BR!).
Syn.: *Becium cameronii* (Baker) Cribb (1982) *Ocimum cameronii* (Baker) R. E. Fries (1916); *Orthosiphon cameronii* Baker in Kew Bull. 1895: 72 (1895).
Orthosiphon angolensis G. Taylor (1931).

3.4.1. *Becium fimbriatum* var. *angustilanceolatum* (De Wild.) Sebald **comb.** et **stat. nov.**

Basionym: *Ocimum angustilanceolatum* De Wildeman, Contr. Fl. Kat.: 179 (1921); Ann. Soc. Sc. Brux. 41: 16 (1921). – Typus: Katanga, vallée du plateau de Biano, Esschen-Plateau, Nov. 1912, Homblé 866 (holo. BR!).

3.4.2. *Becium fimbriatum* var. *ctenodon* (Gilli) Sebald **comb.** et **stat. nov.**

Basionym: *Becium ctenodon* Gilli in Ann. Naturhist. Mus. Wien 77: 31 (1973). – Typus: Tansania, Matengo-Hochland WSW Songea, Buschgehölze bei Ugano, 1400–1600 m, 4. 12. 1935, Zerny 117 (holo. W!).

Die var. *angustilanceolatum* (siehe 3.4.1.) mit sehr schmalen, linearen Blättern und die var. *ctenodon* mit annähernd rundlichen Blättern sind die Extreme in der Variationsbreite der Blattform bei *Becium fimbriatum*. Da sie in ihrem Vorkommen eine gewisse geographische Bindung zeigen, wurden diese Sippen als Varietäten beibehalten, obwohl es zahlreiche Übergangsformen zu der typischen var. *fimbriatum* gibt.

3.5. *Becium* subgen. *Becium* sect. *Serpyllifolium* Sebald **sect. nov.**

Typus: *Becium serpyllifolium* (Forssk.) J. R. I. Wood.

Differt a sect. *Becium* calyce dentibus lateralibus sinu ab anterioribus separatis, costis dentium anteriorum inter se non tangentibus.

Becium fimbriatum (Briq.) Sebald und einige weitere Arten [*B. serpyllifolium* (Forssk.) Wood, *B. burchellianum* (Benth.) N. E. Br., *B. ellenbeckii* (Gürke) Cufod.] weichen in der Gestaltung der lateralen und unteren Kelchzähne von den anderen *Becium*-Arten deutlich ab. Die lateralen Kelchzähne sind durch einen deutlichen Sinus von den unteren getrennt und nicht viel kürzer als diese. Ihre obere, bogenförmig verbreiterte Schulter ist meist deutlich gezähnelt (Ausnahme: *B. ellenbeckii,* bei der die Zähnelung auch fehlen kann). Die unteren Kelchzähne sind durch einen deutlichen Sinus voneinander getrennt. Ihre Rippen berühren sich nicht wie das bei den Arten der sect. *Becium* (Abb. 9) der Fall ist. Die Rippe zwischen den Rippen der unteren Zähne geht praktisch bis zum Sinus durch, während sie bei der sect. *Becium* schon im unteren Teil des Kelchtubus verschwindet. Die oben erwähnten Arten wurden daher als eigene sect. *Serpyllifolium* der sect. *Becium* gegenübergestellt.

3.6. *Becium minutiflorum* Sebald **spec. nov.**

Typus: Burundi, terr. Bubanza, Gihungwe, 850 m, 2. 2. 1975 fl., Reekmans 4281 (holo. K!, iso. WAG!). – **Abb. 8, 9.**

Herba annua erecta, 5–35 cm alta; caulis e basi squarrosoramosus, ramis ascendentibus vel simplex, glaber vel sparse obtectus pilis brevibus retrorsis; indumentum plantae pilis simplicibus pluricellularis. Folia linearia vel lanceolata, integra vel remote dentata, apice acuta vel obtusa, basim longissime cuneata, sessilia vel indistincte petiolata, 2–8 cm longa, supra et subtus glandulis numerosis, subglabra vel sparse pubescentia. Inflorescentia 2–13 cm longa verticillastris 3–14 aeque remotis; bracteae lineares vel lanceolatis, mox deciduae, 3–7 mm longae; cymae triflorae pedicellis 1–3 mm longis, puberulis, complanatis, erectis. Calyx florifer 3–4 mm, maturus 6–8 mm longus, forma congruens cum Becio obovato. Corolla violacea, parva, 4–5 mm longa. Stamina solum 2–3 mm ex tubo exserta, labium breve superantia, posteriora in parte superiori tubi infirme geniculata appendice minuta; antherae 0,4–0,5 mm longae. Nuculae late ellipsoideae vel obovoideae, 1,8–2,5 mm longae, mucilaginae.

Pflanze annuell, 5–35 cm hoch; Stengel aufrecht, von der Basis an mit sparrig abstehenden Ästen, seltener unverzweigt, schwach bedeckt mit kurzen, rückwärts gekrümmten Haaren oder fast kahl; Internodien häufig kürzer als Blätter. Blätter linear bis schmal (verkehrt)-lanzettlich, ganzrandig oder entfernt gezähnt, spitz oder stumpf, basal allmählich verschmälert, sitzend oder undeutlich kurzstielig, 2–8×0,2–1,0 cm; Unterseite fast kahl oder besonders auf den Adern kurzhaarig, dicht punktdrüsig, oft graugrün; Oberseite kahl oder schwach kurzhaarig, dicht punktdrüsig; Blätter krautig oder schwach lederig-fleischig. Infloreszenz 2–13 cm lang, aus 3–14 gleichmäßig verteilten Scheinquirlen; Brakteen lanzettlich-linear, 3–7 mm lang, zur Blütezeit nur noch an der Spitze vorhanden; ihre Insertionsstellen mit rundlichen, napfförmigen Drüsengebilden; Cymen stets 3blütig mit 1–3 mm langen Pedicelli, diese abgeflacht, steil aufgerichtet, im obersten Teil gekrümmt, kurzhaarig. Calyx (Abb. 9) zur Blütezeit 3–4 mm, ausgewachsen 6–8 mm lang, nach unten geneigt; Gestalt weitgehend wie bei *Becium obovatum,* außen locker behaart bis ca. 1 mm lang, innen kahl; oberer Zahn breit abgerundet, höchstens sehr kurz bespitzt, 3,5–5,0 mm breit, freier Teil 2–4 mm lang, sein Rand noch 1–2 mm am Tubus herablaufend; seitliche Zähne kurz und unauffällig, mit ihrer stark asymmetrischen, abgestutzten Basis fast öhrchenartig an den oberen Zahn

Abb. 8. *Becium minutiflorum* Sebald spec. nov. (Reekmans 4281, isotypus WAG). – Maßstab: 5 cm. Foto: H. Lumpe.

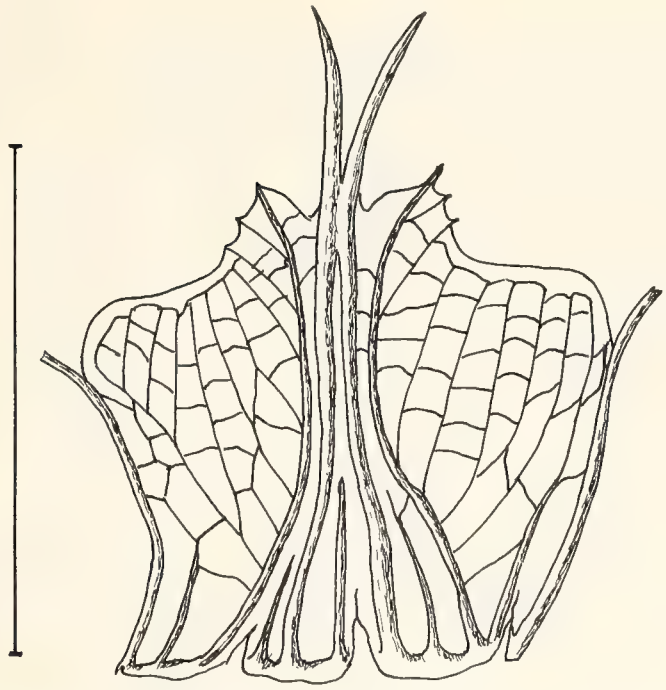


Abb. 9. Calyx-Unterlippe von *Becium minutiflorum,* ausgebreitet. – Maßstab: 5 mm.

anschließend und den Kelchtubus zu einem medianen Schlitz verschließend; untere Kelchzähne als ein Paar 2–3 mm langer, kräftiger Pfriemen ausgebildet, deren Rippen sich an der Basis berühren. Corolla 4–5 mm lang, offenbar meist ziemlich dunkel violett; Tubus 2,5–3,0 mm lang, im oberen Teil etwas erweitert; Unterlippe breit eiförmig, 1–2 mm lang, meist etwas abwärts gebogen, außen mit einigen Haaren; Oberlippe 1–2 mm lang, 4lappig, etwas abstehend, außen etwas behaart. Vordere Stamina an der Tubusmündung inseriert und 2–3 mm exsert, die Unterlippe etwas überragend; hintere Stamina etwa 1 mm über den Tubusbasis inseriert, nach weiteren 0,5–1,0 mm etwas gekniet, dort behaart und mit einem sehr kurzen (ca. 0,2 mm) meist dreieckigem Anhängsel, etwas kürzer als die vorderen; Antheren gelb, länglich, ca. 0,5 mm lang. Stylusäste fast gleich, ca. 1 mm lang; Stylus etwa so lang wie die vorderen Stamina, kahl. Diskus deutlich kürzer als das Ovar, am Rand nur seicht gelappt. Nüßchen 4, hellbraun, 1,8–2,5 mm lang, breit ellipsoidisch, kahl, verschleimend.

Nach der Gestalt des Kelches gehört diese neue Art zur sect. *Becium,* also in die Verwandtschaft von *B. obovatum* und *B. filamentosum.* Neben der annuellen Lebensform und dem eigenartig sparrig verzweigten Habitus sind vor allem die kleinen Blüten das auffälligste Kennzeichen dieser Art. Es scheint sich um eine autogame und daher über weite Strecken morphologisch recht einheitliche Sippe zu handeln, die wohl wegen ihrer unscheinbaren Blüten und ihrer wohl kurzen Lebensdauer bisher übersehen wurde oder nicht richtig eingeordnet werden konnte.

Vorkommen: Savannen mit *Heteropogon, Chloris,* mit Palmen, Ränder von Sümpfen, *Colophospermum-mopane*-Busch, auf alluvialem Sand, auf lateritischen Böden, auf alkalischen Standorten; 800–1550 m.

Verbreitung: Rwanda, Burundi, Uganda (U1), Tansania (T1, T2, T5, T7), Zambia (N), Zimbabwe (C); die Art kommt offenbar sehr zerstreut in einem größeren Gebiet in nicht allzu hohen Lagen vor (Abb. 10).

Abb. 10. Verbreitung von *Becium minutiflorum*.

Rwanda. Pref. Kibungo: Parc Nat. de l' Kagera, Lululama, bords du Lac Ihema, 1500 m, 28. 3. 1969 fl., Bouxin & Radoux INRS 53 (BR!).
Burundi. Terr. Bujumbura: Plaine de al Rusizi, 800 m, 8. 11. 1966 fl., Lewalle 1227 (BR!, GENT!, M!), 24. 2. 1950 fl., Germain 6235 (BR!). – Terr. Bubanza: Gihanga, 850 m, 26. 2. 1972 fl., Reekmans 2154 (K!).
Uganda. Northern (U1): Karamoja Distr.: In Savanne bei Kodito, 4. 8. 1971 fl., fr., Willemse 36 U; near Nabilatuk, 1100 m, 9. 8. 1956 fl., Dyson-Hudson 103 (K!); Kangole, July 1957 fl., Wilson 378 (K!).

Tansania. Lake Prov. (T1): Mwanza Distr.: Nyambiti, Massanza, 1150 m, 23. 3. 1953 fl., TANNER 1311 (K!); Musoma Distr.: Serengeti, Seronera, 1550 m, 23. 3. 1961 fl., GREENWAY 9884 (K!), 9. 5. 1962 fl., GREENWAY 10638 (K!), Mwanza, 19. 4. 1926 fl., DAVIS 239 (K!). – Northern (T2): Mbulu Distr.: Tarangire Nat. Park, 1066 m, 14. 2. 1970 fl., RICHARDS 25431 (K!). – Central (T5): Kondoa Distr., 3. 3. 1983 fl., KISENA 35 (K!). – Southern Highlands (T7): Mbeya Distr.: Rujew, ca. 1000 m, 1. 4. 1956 fl., ANDERSON 1113 (K!); Usangu Plain near Utencile, 1050 m, 28. 1. 1963 fl., RICHARDS 17583 (K!).
Zambia. Northern (N): Mpika Distr.: Luangwa Valley Game Reserve, 22. 3. 1967 fr., PRINCE 405 (K!, SRGH!).
Zimbabwe. Central (C): Hartley Distr.: Gatooma area, farm Arheitselen, 18. 2. 1976 fl., DYE 289 (SRGH!).

4. Literatur

BAKER, J. G. (1900): Labiatae. – *In:* THISELTON-DYER, W.T. (ed.): Flora of Tropical Africa **5:** 332–502; Ashford, Kent.

MORTON, J. K. (1962): Cytotaxonomic studies on the West African Labiatae. – J. Linn. Soc. London, Bot., **58:** 231–283; London.

PICHI-SERMOLLI, R. (1951): Richerche botaniche. Parte I. – *In:* Missione di Studio al Lago Tana, **7**; Accad. Naz. dei Lincei, Roma.

TROUPIN, G. & F.-X. AYOBANGIRA (1985): Lamiaceae. – *In:* TROUPIN, G. (ed.): Flore du Rwanda **3**: 294–356; Liège.

Anschrift des Verfassers:

Dr. OSKAR SEBALD, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 24 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 406	15 S.	Stuttgart, 1. 12. 1987

Revision der europäischen *Dolomedes*-Arten (Araneida: Pisauridae)

Revision of the European Species of *Dolomedes* (Araneida: Pisauridae)

Von Franz Renner, Stuttgart

Mit 10 Abbildungen und 1 Tabelle

Summary

The known distinguishing characters separating the European species of the genus *Dolomedes* Latreille 1804: *Dolomedes fimbriatus* (Clerck 1757) and *D. plantarius* (Clerck 1757) are investigated concerning their taxonomical relevance. Characteristics of minor importance for differentiation are color-patterns (Chapter 3.1.) and the ratio prosoma-length/prosoma-width (3.2). Characters of taxonomical value are the epigyne (3.3.) and, in the male palp, the tibial apophyse (3.4.), and the median apophyse (3.5.) in the bulb. New characteristics of the morphology of the bulb are introduced (4.). Fulcrum, embolus, and the subterminal apophyse differ between *D. fimbriatus* and *D. plantarius.* Using these characteristics the taxonomy of the European species of the genus *Dolomedes* is discussed (5.), leading to the result that *D. fimbriatus* and *D. plantarius* are considered as valid species. *D. italicus* Thorell 1875 is regarded as a **new synonym** of *D. fimbriatus.*

Zusammenfassung

In einer Merkmalsanalyse werden die Differentialmerkmale der europäischen Arten der Gattung *Dolomedes* Latreille 1804: *Dolomedes fimbriatus* (Clerck 1757) und *D. plantarius* (Clerck 1757) auf ihren taxonomischen Wert hin geprüft. Merkmale mit geringer taxonomischer Bedeutung sind Farb- und Zeichnungs-Merkmale (Kapitel 3.1.) und das Verhältnis Prosoma-Länge zu Prosoma-Breite (3.2.). Merkmale mit taxonomischer Bedeutung sind Epigyne (3.3.) und am ♂-Pedipalpus die Tibialapophyse (3.4.) und die Medianapophyse (3.5.) im Bulbus. Neue Merkmale im Bau des Bulbus werden vorgestellt (4.). Embolus, Fulcrum und die subterminale Apophyse sind bei *D. fimbriatus* und *D. plantarius* artverschieden gebaut. Unter Anwendung dieser Merkmale wird die Taxonomie der europäischen Arten der Gattung *Dolomedes* diskutiert (5.). Valide Arten sind *D. fimbriatus* und *D. plantarius. D. italicus* Thorell 1875 wird als **neues Synonym** von *D. fimbriatus* betrachtet.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Danksagung und Abkürzungen 3
2.1. Danksagung 3
2.2. Abkürzungen 3
3. Analyse der Differentialmerkmale und ihre taxonomische Bedeutung 4
3.1. Farb- und Zeichnungsmerkmale 4
3.2. Verhältnis Prosoma-Länge zu Prosoma-Breite 4
3.3. Epigyne 4
3.4. Tibialapophyse 5
3.5. Merkmale im Bau des Bulbus 5
4. Neue Differentialmerkmale im Bau des Bulbus 7
5. Taxonomie der europäischen *Dolomedes*-Arten 9
5.1. Bewertung von unsicheren Arten 9
5.2. Valide Arten 10
5.2.1. *Dolomedes fimbriatus* (Clerck 1757) 10
5.2.2. *Dolomedes plantarius* (Clerck 1757) 12
6. Literatur 13

1. Einleitung

Dolomedes plantarius und *Dolomedes fimbriatus* wurden von Clerck (1757) beschrieben und abgebildet. Ausgehend von dieser Beschreibung und den beiden Abbildungen (*D. plantarius:* Taf. 5, Fig. 8; *D. fimbriatus:* Taf. 5, Fig. 9) wurden von späteren Autoren zumeist Farbvarianten beschrieben, die von Clerck's Abbildungen abwichen wie zum Beispiel *D. limbatus* Hahn (1831: 14, Fig. 11), *D. marginatus* Hahn (1831: 15, Fig. 12) und *D. riparius* Hahn (1834: 59, Fig. 148). Die Variabilität der Färbung hatte eine Reihe von neu beschriebenen *Dolomedes*-Arten zur Folge, deren taxonomische Bewertung mehrfach diskutiert wurde. So wurden *D. plantarius* und *D. fimbriatus* bald als Farbvarianten einer Art verstanden [F. Dahl (1908: 250), F. Dahl & M. Dahl (1927: 8), Koch (1848: 116), Thorell (1856: 126)], bald wurden sie als valide Arten interpretiert [F. Dahl (1883: 63), Kulczynski (1909: 430, pl. 22, fig. 1–5, 8), Lessert (1910: 476, fig. 215–219), Ohlert (1867: 130), Thorell (1872: 347)]. Zwei der Autoren (F. Dahl 1883, 1908; Thorell 1856, 1872) werteten die beiden Arten im Laufe der Jahre unterschiedlich.

Bonnet (1930) revidierte die europäischen Arten der Gattung *Dolomedes* und dokumentierte die Variabilität der Farb- und Zeichnungsmerkmale. Er nannte für Europa drei valide Arten: *D. fimbriatus* (Clerck 1757), *D. italicus* Thorell 1875 und *D. plantarius* (Clerck 1757). In seiner „Bibliographia Araneorum" führte Bonnet (1956: 1527) zusätzlich zu den drei genannten Arten *Dolomedes errans* Dufour 1831 an. Roewer (1954: 1466) wertete den Artstatus *D. errans* als „nicht zu deuten" und Barrientos (1978) interpretierte *D. errans* als „nomen dubium". Im Gegensatz zu Bonnet (1956) bezeichnet Roewer (1954: 126) *D. clercki* Simon 1937 und *D. lucensis* Thorell 1873 als valide Arten. Die Synonymie-Liste von Roewer (1954: 1466) trägt zur Klärung der Taxonomie der europäischen Arten wenig bei, im Gegenteil, die Verwirrung wird größer. Diese Aufzählung zeigt, daß selbst in einer Gattung mit nur wenigen Arten, deren Biologie zudem gut untersucht ist (Bonnet 1930, 1946; Palmgren 1939, Schmidt 1953, 1957; Wiehle 1949), der Artstatus kontrovers diskutiert wird.

Ausgehend von der Analyse der bisherigen Differentialmerkmale von *D. plantarius* und *D. fimbriatus* und der Vorstellung von neuen Merkmalen in Bau des Bulbus soll in dieser Arbeit die Taxonomie der europäischen Arten geklärt werden.

2. Danksagung und Abkürzungen

2.1. Danksagung

Die Untersuchung stützt sich auf Alkoholmaterial, das aus eigenen Aufsammlungen, aus Museums- und privaten Sammlungen stammt. Ich danke den nachfolgend genannten Kolleginnen und Kollegen, die mir bereitwillig Material aus ihren privaten Sammlungen oder aus Museumssammlungen zur Verfügung stellten, meine Ergebnisse mit mir kritisch diskutierten oder mir mit zusätzlichen Informationen behilflich waren: H. Bellmann (Ulm), E. Duffey (Peterborough), M. Grasshoff (SMF Frankfurt), K. H. Harms (Karlsruhe), B. Hauser (MHNG Genf), J. Hertault (MNHN Paris), P. Hillyard (BMNH London), M. Janssen (Meuwen), O. Kraus (Hamburg), T. Kronestedt (NHRM Stockholm), S. Langemark (ZMK Kopenhagen), S. Mascherini (Florenz), K. G. Mikhailov (ZMUM Moskau), M. Moritz (ZMB Berlin), G. Osella (MSCN Verona), P. Poot (Maastricht), G. Rack (ZMH Hamburg), R. Snazell (Wareham), K.-H. Steinberger (Innsbruck), C. Stocker (NHMB Basel), K. Thaler (Innsbruck), J. Wunderlich (Straubenhardt), C. Zimmermann (Tübingen).

2.2. Abkürzungen

BF	Bodenfalle
Coll.	Sammlung
D	Diagnose
Do	Diagnose eines juvenilen Individums
E	Embolus
F	Fulcrum
K	Konduktor
L	häutige Lamelle im Bulbus von *D. plantarius*
lsA	laterale subterminale Apophyse
MA	Medianapophyse
MCSN	Museo di civico di storia naturale Verona
MHNG	Muséum d'Histoire naturelle Genève
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle Paris
N	Bemerkung zur Nomenklatur
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel
NHRM	Naturhistoriska Rijksmuseet Stockholm
SF	Schwimmfalle (Renner 1986)
SMF	Senckenberg-Museum Frankfurt
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
T	Tegulum
ZMB	Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin
ZMH	Zoologisches Museum der Universität Hamburg
ZMK	Zoologisk Museum Køpenhavn
ZMUM	Zoological Museum of the Moscow State University, Moskwa.

3. Analyse der Differentialmerkmale und ihre taxonomische Bedeutung

3.1. Farb- und Zeichnungsmerkmale

Farb- und Zeichnungsmerkmalen wurden von vielen Autoren gegenüber anderen Merkmalen der Vorrang eingeräumt. Auf Unterschieden in Färbung und Zeichnung basiert eine Reihe von Neubeschreibungen (cf. Tab. 1) und die daraus folgende Diskussion ihrer taxonomischen Beurteilung. BONNET (1930: 266) präzisierte die Angaben zu diesem Merkmalskomplex. So unterschied BONNET *D. fimbriatus* und *D. plantarius* am Vorhandensein der hellen Lateral-Bänder am Prosoma, an deren Breite sowie an der Anzahl der hellen Streifen ventral am Opisthosoma.

Mit den von BONNET vorgeschlagenen Kriterien konnte jedoch bei dem untersuchten Material die Artzugehörigkeit nicht immer eindeutig bestimmt werden, da sich diese Merkmale überschneiden und zudem bei Alkohol-Material schwer zu beurteilen sind. Die Variabilität der Färbung und Zeichnung ist sehr groß, wobei *D. plantarius* die variablere Art zu sein scheint. Damit besitzt der Merkmalskomplex Färbung und Zeichnung kaum eine große taxonomische Bedeutung.

3.2. Verhältnis Prosoma-Länge zu Prosoma-Breite

OHLERT (1867: 130) interpretiert *D. plantarius* als valide Art, da „der Vorderleib bei dieser flacher und der Thorax auffallend breiter ist als bei *D. fimbriatus*". Mit dem gleichen Merkmal unterscheidet THORELL (1872: 347) beide Arten: „The cephalothorax being in *D. plantarius* broader and lower than in *D. fimbriatus*". Auch DAHL (1883: 63) verwendet dieses Merkmal um *D. fimbriatus* („Brustrücken bedeutend länger als breit") und *D. plantarius* („Brustrücken kaum breiter als lang") zu unterscheiden. BONNET (1930) schließlich konnte diese Relation an 2 Populationen aus Südfrankreich (Toulouse und Lourdes) durch Zahlen belegen. BONNET ermittelte für das Verhältnis Prosoma-Länge : Prosoma-Breite folgende Werte:

D. plantarius ♂: 1,13–1,18; ♀: 1,02–1,18
D. fimbriatus ♂: 1,34–1,37; ♀: 1,27–1,40.

Die Überprüfung dieser Relation an Individuen aus einem größeren Verbreitungs-Gebiet (vergleiche Material-Listen) ergab für:

D. plantarius ♂: 1,10–1,20; ♀: 1,04–1,22
D. fimbriatus ♂: 1,08–1,23, ♀: 1,11–1,29.

Infolge des großen Überschneidungsbereiches scheidet dieses Merkmal zur Artkennzeichnung aus, da seine Variabilität sehr groß ist. Innerhalb einer Population von *D. fimbriatus* (14)[1] variierte der ermittelte Wert zwischen 1,13 und 1,23 bei ♂♂ und ♀♀.

3.3. Epigyne

THORELL (1872: 348) beschrieb die Epigynen beider Arten und kam nach deren Studium zum Schluß, daß es sich um 2 Arten handelt. Damit revidierte er seine frühere Meinung (THORELL 1856: 126). – Erstmals wurden beide Epigynen von BÖSENBERG (1903: Abb. 602 B, Abb. 603 B, C), später von KULCZYNSKI (1909, pl. 22, fig. 5, 8) und BONNET (1930, fig. 21) abgebildet.

Die Analyse dieses Merkmals bestätigte dessen Konstanz. Die Epigynen sind deutlich verschieden und erlauben eine eindeutige Determination der Arten. Das Mittelstück der Epigyne von *D. fimbriatus* ist durchgehend dunkel und behaart. In

---

[1]) Die Zahlen in Klammern verweisen auf die Serien-Nummern der entsprechenden Materialliste.

der oberen Hälfte bleiben jederseits 2 helle, unbehaarte, häutige, halbkreisförmige Flecken frei. Die Größe dieser Flecken variiert sehr stark, ebenso wie die Dichte der Behaarung. Die seitlichen sklerotisierten Spangen, die den Mittelteil begrenzen, sind schmal (Abb. 1). Das Mittelteil der Epigyne von *D. plantarius* trägt nie Haare und ist in eine hintere scharf gerandete, glänzend sklerotisierte Platte und in eine vordere helle, häutige Fläche unterteilt. Die seitlichen Spangen sind breit (Abb. 2).

Die Vulven beider Arten sind in der Form der Windungen und der Sklerotisierung der Receptacula variabel. Zur Determination reicht die Epigyne aus.

3.4. Tibialapophyse

Als diagnostisches Merkmal der ♂♂ führt Bonnet (1930: 126) lediglich die Form der Tibialapophyse des Pedipalpus an. Sie ist bei *D. fimbriatus* „simple, pointure, triangulaire" und bei *D. plantarius* „bifurquée, les deux branches tronquées". Dieses Merkmal wurde zuvor von Simon (1876, pl. 12, fig. 2, 4) und Kulcynski (1909, pl. 22, fig. 3, 4) zur Unterscheidung der beiden Arten verwendet.

Die Analyse dieses Merkmals ergab bei dem vorgelegenen Material eine sehr große Variabilität bei beiden Arten (Abb. 3, 4). Bei *D. fimbriatus* ist die Tibialapophyse in der distalen Hälfte mehr oder weniger zugespitzt (Abb. 3). Bei *D. plantarius* ist die Apophyse ventral stufenartig eingekerbt; dadurch wird sie in einen kürzeren ventralen und einen längeren dorsalen Fortsatz gegliedert, der am Ende quer abgestutzt ist (Abb. 4). Damit kommt der Tibialapophyse im Rahmen der aufgezeigten Variabilität eine gewisse taxonomische Bedeutung zu. Wegen der großen Variabilität sollte dieses Merkmal aber stets in Kombination mit den nachfolgend vorgestellten Bulbus-Merkmalen gewertet werden.

3.5. Merkmale im Bau des Bulbus

Kulcynski (1909, pl. 22, fig. 1, 2) bildet die Bulben von *D. plantarius* und *D. fimbriatus* von ventral ab. Auf den Abbildungen ist ein Unterschied im Bau der Medianapophyse zu erkennen. Bonnet (1930: 285) bemerkt dazu: „Cet auteur a vue une difference dans les organes copulateurs, mais je n'ai pas su la reconnaître." Spätere Autoren folgten Bonnet. Eine

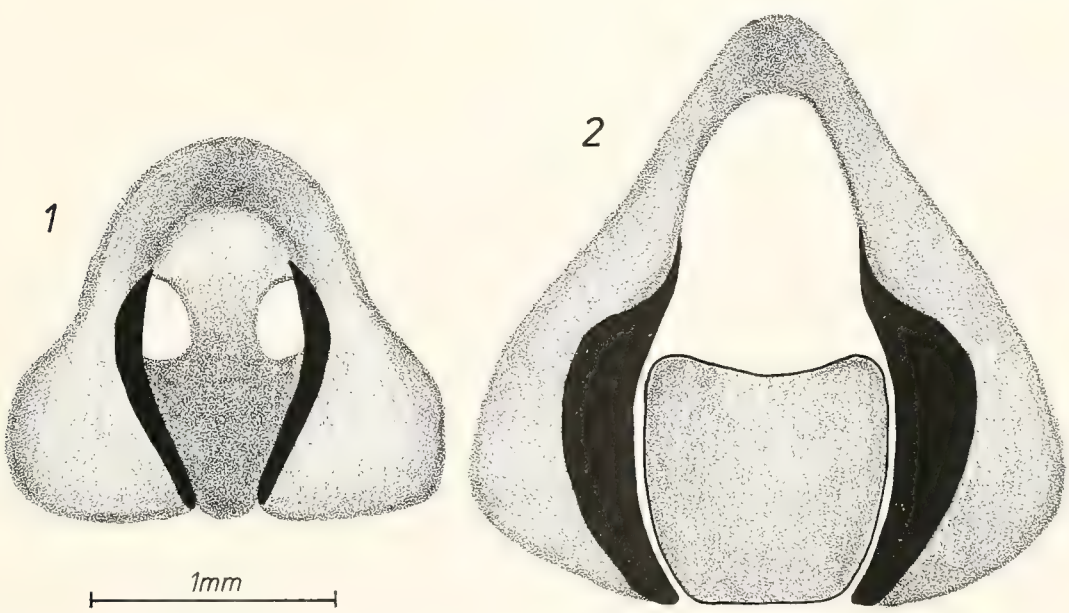


Abb. 1–2. Epigyne (Behaarung weggelassen). – 1. *Dolomedes fimbriatus*, – 2. *Dolomedes plantarius*.

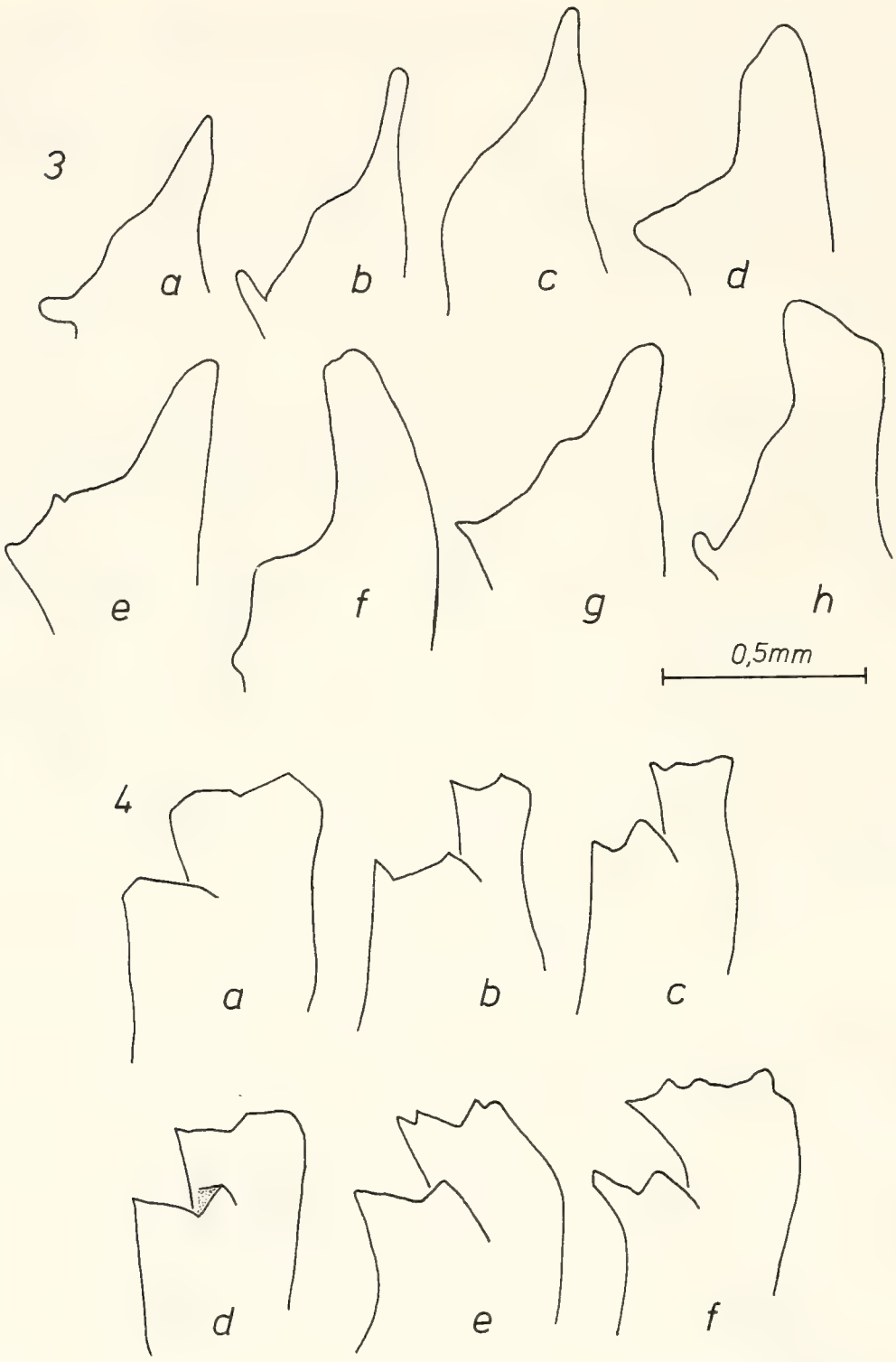


Abb. 3–4. Variabilität der Tibialapophyse. – 3. *Dolomedes fimbriatus* a. (11), b. (14), c. (3), d. (28), e. (30), f. (37), g. (14), h. (32); – 4. *Dolomedes plantarius* a.–c. (7), d. (2), e. (20), f. (12). – Ziffern in *Klammern* verweisen auf die Serien-Nummer der entsprechenden Materialliste.

kritische Analyse der Bulbus-Morphologie unterblieb. Erst STEINBERGER (1985, Abb. 1, 2) fiel dieser Unterscheid wieder auf.

Die Analyse dieses Merkmals am mir vorgelegenen Material bestätigte die Beobachtungen von KULCZYNSKI und STEINBERGER. Bei *D. fimbriatus* ist die MA nahezu parallelseitig (Abb. 5). Bei *D. plantarius* ist der prolaterale Rand konvex ausgebuchtet (Abb. 6).

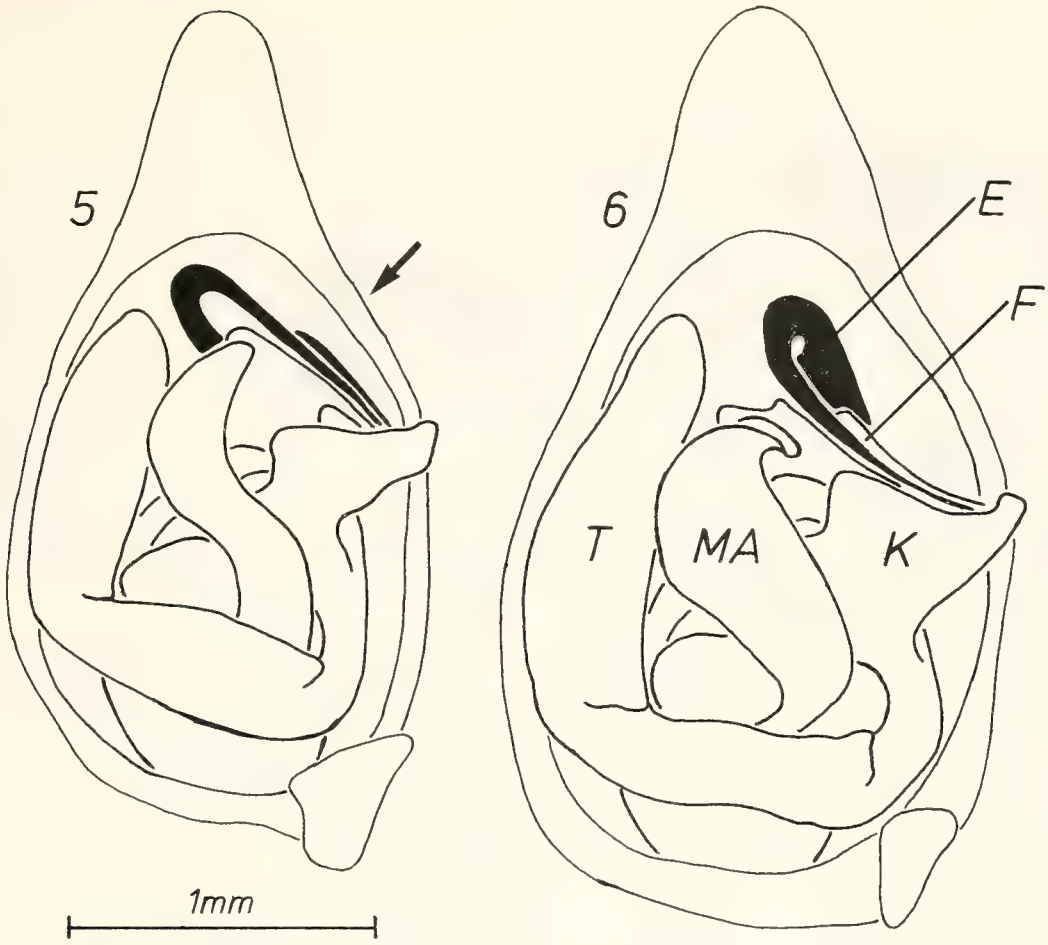


Abb. 5–6. Linker Pedipalpus von ventral. – 5. *Dolomedes fimbriatus*, – 6. *Dolomedes plantarius*. – Der *Pfeil* weist auf die Blickrichtung der Abb. 7–8.

4. Neue Differentialmerkmale im Bau des Bulbus

Die Analyse der Bulbus-Morphologie ergab im Bereich des Endapparates neue konstante Differentialmerkmale. Diese Strukturen sind nur am expandierten Bulbus (durch Einlegen in 10%iger KOH) zu sehen.

Die Endapparate beider Arten sind deutlich verschieden (Abb. 7, 8). Bei *D. fimbriatus* zieht eine sklerotisierte Spange vom Embolus zur Spitze des Fulcrum (Abb. 7). Die Fulcrum-Spitze ist dadurch sklerotisiert. Bei *D. plantarius* ist dagegen die Fulcrum-Spitze häutig, die sklerotisierte Spange fehlt. Weiterhin ist bei *D. plantarius* eine häutige Lamelle vorhanden, die von der subterminalen Apophyse zur Ansatzstelle des Embolus am Tegulum zieht (Abb. 8). Diese Struktur fehlt bei *D. fimbriatus*. Weitere Unterschiede sind im Bau der lateralen subterminalen Apophyse begründet.

An der zum Tegulum zugewandten Seite des Embolus ist bei *D. plantarius* basal am Embolus ein hervorstehender Fortsatz vorhanden (Abb. 9). Bei *D. fimbriatus* fehlt diese Struktur (Abb. 10).

Damit liegen neben der Form der Medianapophyse weitere Merkmale im Bau des Bulbus mit taxonomischer Bedeutung vor.

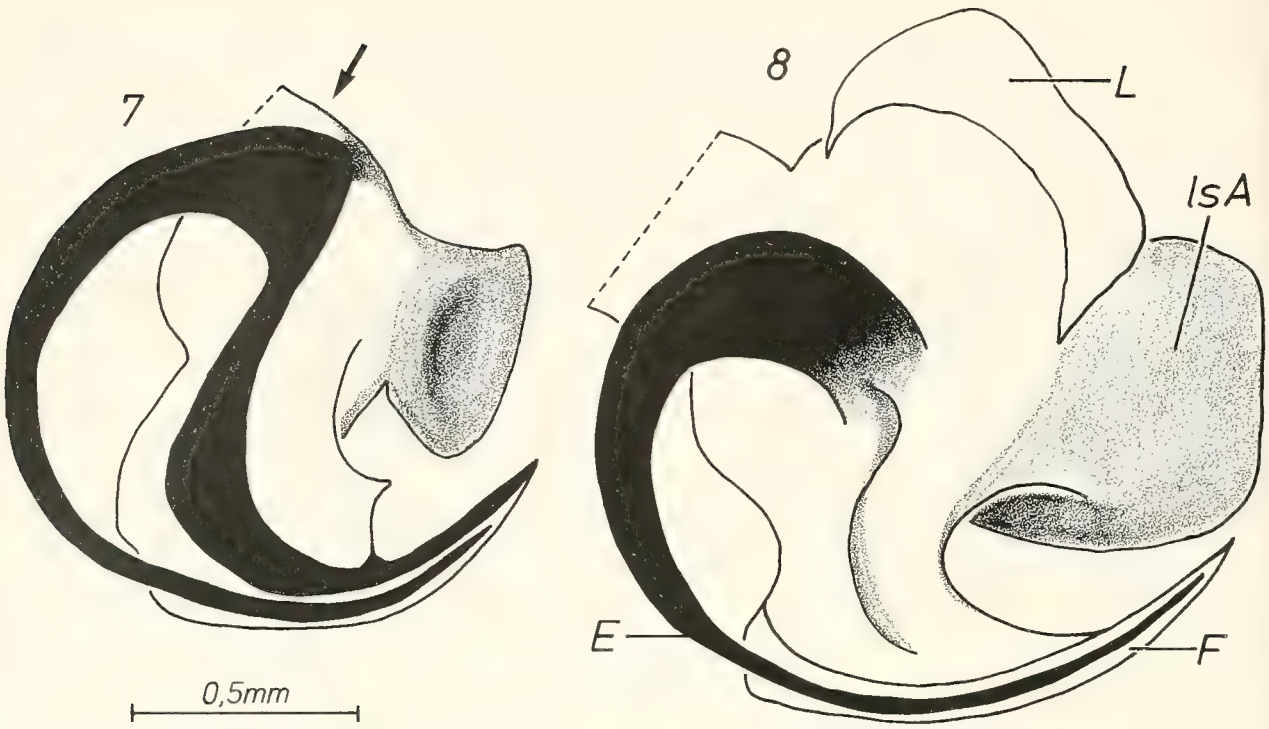


Abb. 7–8. Endapparat. – 7. *Dolomedes fimbriatus,* – 8. *Dolomedes plantarius.* – Der *Pfeil* weist auf die Blickrichtung der Abb. 9–10.

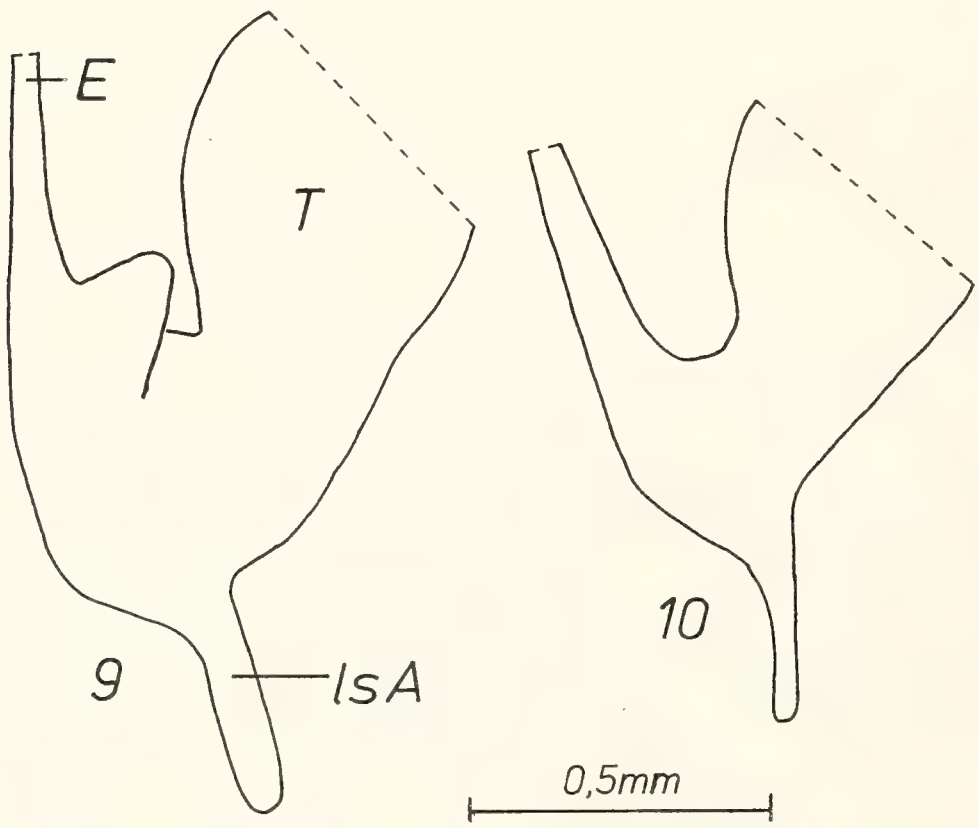


Abb. 9–10. Embolus-Ansatz am Tegulum. – 9. *Dolomedes plantarius,* – 10. *Dolomedes fimbriatus.*

5. Taxonomie der europäischen *Dolomedes*-Arten

5.1. Bewertung von unsicheren Arten

Aus dem bisher Gesagten wird leicht verständlich, daß nur adulte Individuen eindeutig determiniert werden können, weil Determinationsergebnisse, die auf Farb- und Zeichnungsmerkmalen basieren, subjektiv und meist nicht nachvollziehbar sind. Gleiches gilt für die Zuordnung von subadulten Individuen. In Tab. 1 wird eine Liste von Zitaten vorgestellt, deren Artbeschreibungen auf Farb- und Zeichnungsmerkmalen basieren oder denen subadulte Individuen zu Grunde liegen. Aus diesen Angaben ist daher nicht eindeutig zu entnehmen, um welche *Dolomedes*-Arten es sich handelt.

Tab. 1. Artdiagnosen, die auf Farb- und Zeichnungsmerkmalen oder auf subadulten Individuen basieren und daher nicht eindeutig einer *Dolomedes*-Art zuzuschreiben sind.

Araneus undatus Clerck 1757, Aran. Suec.: 100, Taf. 5, Fig. 1 (D♀).
Aranea fimbriata, – Linné 1758, Syst. Nat.: 621 (D).
Aranea palustris Linné 1758, Syst. Nat.: 623 (D).
Aranea virescens Linné 1758, Syst. Nat.: 623 (D).
Aranea schaefferi Scopoli 1761, Ent. Carniol.: 397 (D).
Aranea paludosa De Geer 1778, Mém. p. s. Hist. Ins., 7: 278, Taf. 16, Fig. 9–10 (D).
Aranea marginata De Geer 1778, Mém. p. s. Hist. Ins., 7: 281, Taf. 16, Fig. 13–15 (D).
Aranea fimbriata, – Fabricius 1781, Spec. Ins., 1: 543 (D).
Aranea elongata Olivier 1789, Encycl. Méthod., 4: 217 (D).
Aranea plantaria, – Olivier 1789, Encycl. Méthod., 4: 218 (D).
Aranea fimbriata, – Olivier 1789, Encycl. Méthod., 4: 215 (D).
Aranea marginata, – Olivier 1789, Encycl. Méthod., 4: 216 (D).
Aranea XIV-punctata Schrank 1803, Fauna Boica, 3(a): 237 (D).
Dolomedes fimbriatus, – Walckenaer 1805, Tabl. Aran.: 16 (D).
Dolomedes marginatus, – Walckenaer 1805, Tabl. Aran.: 16, Taf. 2, Fig. 19–20 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – Hahn 1831, 1: 14, Fig. 10 (D♂♀).
Dolomedes limbatus Hahn 1831, Die Arachniden, 1: 15, Fig. 11 (D♀).
Dolomedes marginatus, – Hahn 1831, Die Arachniden, 1: 15, Fig. 12 (D♂♀).
Dolomedes riparius Hahn 1834, Die Arachniden, 2: 59, Fig. 148 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Hahn 1834, Die Arachniden, 2: 60, Fig. 149 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – Walckenaer 1837, Hist. Nat. Ins. Apt., 1: 345 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Walckenaer 1837, Hist. Nat. Ins. Apt., 1: 353 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – C. L. Koch 1848, Die Arachniden, 14: 116, Fig. 1352–1353 (D♂♀).
Dolomedes ornatus Blackwall 1859, Ann. Mag. Nat. Hist., (3) 3: 91 (Do).
Dolomedes ornatus, – Blackwall 1861, Spid. Gr. Brit. Irel., 1: 39, Taf. 2, Fig. 19 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – Blackwall 1861, Spid. Gr. Brit. Irel., 1: 40, Taf. 2, Fig. 20 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – Westring 1861, Aran. Suec.: 535 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – Ohlert 1867, Aran. Prov. Preussen: 129 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Ohlert 1867, Aran. Prov. Preussen: 130 (D♀).
Dolomedes ornatus, – Blackwall 1870, J. Linn. Soc. Lond. (Zool), 10: 407 (Do).
Dolomedes lucensis Thorell 1873, Rem. Syn. Europ. Spid.: 579 (N).
Dolomedes fimbriatus, – Hansen 1882, Zool. danica, 3: 75, Taf. 5, Fig. 8 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Hansen 1882, Zool. danica, 3: 75 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – Dahl & Dahl 1927, Tierw. Dtschl., 5: 8, Fig. 10–13 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – Palmgren 1943, Acta zool. fennica, 36: 5 (D♂♀).

Bemerkungen zu Tab. 1: *Dolomedes lucensis* wurde von Thorell (1873) als „nomen novum" für *D. ornatus* Blackwall 1870 vorgeschlagen. Der Artbeschreibung von Blackwall (1870: 407) lag ein juveniles Tier zu Grunde. Eine eindeutige Determination ist nicht möglich.

Dolomedes errans wurde von DUFOUR (1831: 363) in der Artbeschreibung in Beziehung zu *Pisaura mirabilis* gesetzt: „Cette espèce a sans doute des rapports avec le *Dolomedes mirabilis*, Latr.". Von dieser Art soll sich aber *D. errans* in der Größe, Wölbung des Prosoma, Färbung und in der Augenstellung unterscheiden. Die gegebene Abbildung der Augenstellung (DUFOUR 1831, pl. 11, fig. 1) ergibt keine weiteren Erkenntnisse, im Gegenteil stellt sich die Frage, ob *D. errans* überhaupt zur Gattung *Dolomedes* (oder *Pisaura)* gehört. *D. errans* wurde von WALCKENAER (1837: 350) als Synonym von *Zora spinimana* (Sundevall 1832) gewertet. Einige Jahre später revidierte WALCKENAER (1842: 453) seine frühere Meinung: „Effacez la citation du *Dolomedes errans* de DUFOUR. T. 1, p. 350." Eine weitere Interpretation unterblieb. Ich schließe mich der Meinung von BARRIENTOS (1978) an, der *D. errans* Dufour 1831 als „nomen dubium" interpretiert.

5.2. Valide Arten

5.2.1. *Dolomedes fimbriatus* (Clerck 1757)

Araneus fimbriatus Clerck 1757, Aran. Suec.: 106, Taf. 5, Fig. 9 (D♂).
Dolomedes fimbriatus, – THORELL 1872, Rem. Syn. Europ. Spid.: 346 (D♀).
Dolomedes italicus Thorell 1875, Tijdschr. Ent., 18: 107 (D♂) (**nov. syn.,** vidi).
Dolomedes italicus, – THORELL 1875, Svensk. Vet. Ak. Handl., 13 (5): 177 (D♂).
Dolomedes limbatus, – SIMON 1876, Arachn. France, 3: 230, Taf. 12, Fig. 2, 4 (D♂).
Dolomedes fimbriatus, –MENGE 1879, Schrift. Nat. Ges. Danzig (N.F.), 4: 510, Taf. 83, Fig. 288 (D♂♀).
Dolomedes limbatus, – BECKER 1882, Ann. Mus. Hist. Nat. Belg., 10: 85, Taf. 7, Fig. 2 (D♂).
Dolomedes fimbriatus, – BECKER 1882, Ann. Mus. Hist. Nat. Belg., 10: 86, Taf. 7, Fig. 1 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – BÖSENBERG 1903, Zoologica 14 (35): 408, Taf. 39, Fig. 603 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – JÄRVI 1906, Zool. Anz., 32: 755, Fig. 5 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – DAHL 1908, Nova Acta Leopoldina, 88 (3): 252 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – KULCZYNSKI 1909, Bull. Ac. Sci. Cracov.: 430, Taf. 22, Fig. 1, 4, 8 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – LESSERT 1910, Catal. Invert. Suisse, Araign., 3: 476, Fig. 215–217 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – ROEWER 1928, Tierwelt Mitteleuropas, 3: 128, Fig. 1450–1451 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – BONNET 1930, Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, 59: 247, Fig. 13–15, 17 (II), 21b, 21b' (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – SIMON 1937, Arachn. France 6 (5): 1050, Fig. 1617, 1618 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – HOLM 1947, Svensk Spindelfauna, 3: 40, Taf. 8, Fig. 86–88 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – LOCKET & MILLIDGE 1951, British Spiders, 1: 293, Fig. 142 C, D (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – DUFFEY 1957, Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc., 18: 3, Fig. 3 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – WIEBES 1959, Zool. Verh., 42: 71, Fig. 98, 109 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – LOKSA 1969, Fauna Hung., Pokok, 1: 131, Fig. 89 C, D (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – MILLER 1971, Klič Zvířeny ČSSR, 4: 171, Taf. 27, Fig. 7–9 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – TYŠCENKO 1971, Opredelitel Paukov Evropeiskoi Tschasti SSSR: 183 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – MARTIN 1983, Zool. Rundbr. Bez. Neubrandenb., 3: 11, Fig. 3 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – ROBERTS 1985, Spid. Gr. Brit. Irel., 1: 155, Fig. 67d (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus, – STEINBERGER 1985, Carinthia II, 175/95: 152, Fig. 1 (D♂).

Bemerkungen zur Synonymie: *Dolomedes italicus* Thorell 1875 unterscheidet sich weder im Bau der Medianapophyse, des Endapparates noch in der Anstatzstelle des Embolus am Tegulum von *Dolomedes fimbriatus.* Lediglich die Tibialapophyse zeigt einen unterschiedlichen Bau (Abb. 3h), der aber im Bereich der Variabilität von *D. fimbriatus* liegen dürfte.

Material: (1) **A**[2]), Lunz, 1 ♂ VII, 1968 (SMF 24 040). – (2) **B**, Bolenbeersel, 1 ♂ 23. IV. 1978, 1 ♂ IV. 1981 (Coll. Janssen). – (3) **B**, Rekem, Ziepeek, 3 ♂♂, 2 ♀♀ 12. VI. 1986, 1 ♀ 20. VII. 1986 (Coll. Poot). – (4) **CH**, Marais de Sionnet, 3 ♂♂, 4♀♀ (MHNG). – (5) **CH**, Froideville, 2 ♀♀ (MHNG). – (6) **CH**, Bernex, 1 ♀ (MHNG). – (7) **CH**, Chanay, 2♀♀ (MHNG). – (8) **CH**, Versoix 1 ♀ 8. V. 1909 (MHNG). – (9) **CH**, Küssnacht, 1 ♂, 1 ♀ (MHNG). – (10) **CH**, Bois des Lattes, 1♂ (MHNG). – (11) **D**, Baden-Württemberg, Schönbuch bei Tübingen 1 ♂, 1 ♀ 17. V. 1985 (Coll. Renner). – (12) **D**, Baden-Württemberg, Ofterdingen, 1 ♀ 7. VII. 1985 (Coll. Bellmann). – (13) **D**, Baden-Württemberg, Jungholz bei Säckingen, 1 ♀ (NHMB 692h). – (14) **D**, Berlin, Teufelsbruch, 19 ♂♂, 5 ♀♀ (Coll. Wunderlich). – (15) **D**, Hessen, Groß Gerau, 2 ♂♂, 2 ♀♀ V. 1956 (SMF 15 213). – (16) **D**, Hessen, Groß Gerau, 1 ♂, 27. IV. 1956 (SMF 15 215). – (17) **D**, Hessen, Obertshausen bei Offenbach, 2 ♀♀ V. 1908 (SMF 5 648). – (18) **D**, Hessen, Obertshausen bei Offenbach, 1 ♂ (SMF 5 652). – (19) **D**, Hessen, Frankfurt, 1 ♂ IV. 1920 (SMF 4 783). – (20) **D**, Hessen, Mönchsbrück bei Frankfurt, 4 ♀♀ V. 1950 (SMF 7 513). – (21) **D**, Hessen, Mönchsbrück bei Frankfurt, 2 ♀♀ V. 1950 (SMF 7 514). – (22) **D**, Hessen, Sprendlingen bei Offenbach, 1 ♀ 27. IV. 1912 (SMF 5 654). – (23) **D**, Nordrhein-Westfalen, Velener Moor, 1 ♀ (NHMB 692i). – (24) **DDR**, Leipzig, 1 ♀ 1909 (SMF 4 781). – (25) **F**, Korsika, Lucciana, 1 ♀ 23. IV. 1954 (SMF 9 598). – (26) **F**, Korsika, Lucciana, 1 ♂ 23. IV. 1954 (SMF 9 107). – (27) **F**, Korsika, Lucciana, 1 ♀ 27. IX. 1953 (SMF 9 078). – (28) **GB**, Hampshire, New Forest, 1 ♂, 1 ♀ V. 1955 (BMNH). – (29) **GB**, Dorset, Morden, 1 ♀ VII. 1975, 1 ♀ VII. 1970, 1 ♀ 15. VIII. 1971, 1 ♀ 1. VII. 1971 (Coll. Snazell). – (30) **GB**, Dorset, Slepe Heath, 1 ♂ 11. VI. 1980 (Coll. Snazell). – (31) **GB**, Dorset, Hartland, 1 ♂ 12. VI. 1975 (Coll. Snazell). – (32) **I**, Gennanzano, 1 ♂ (ZMK). – (33) **I**, Piemont, Leini, 1 ♀ 29. V. 1966 (MSCN). – (34) **I**, Piemont, Leini, 1 ♀ VII. 1968 (MSCN). – (35) **I**, Brescia, Lugana, 1 ♂ 1. V. 1969 (MSCN). – (36) **L**, Niederfeulen, 1 ♀ 16. V. 1986 (Coll. Poot). – (37) **S**, Prov. Gotland, Ljugarn, 1 ♀ 7. IX. 1936 (NHMB 693e). – (38) **S**, Prov. Öland, Halltorp, 1 ♂ VII. 1902 (NHRM). – (39) **S**, Prov. Södermanland, Ärla, Skoghall, 7 ♀♀ VII. 1944 (NHRM). – (40) **S**, Prov. Uppland, Taby, 1 ♂ 4. VI. 1972 (NHRM). – (41) **S**, Prov. Gotland, Buttle, 1 ♂ 16. VI. 1976 (NHRM). – (42) **S**, Prov. Dalarna, Ore, 1 ♂ 18. VI. 1974, 1 ♂ 26. VI. 1982 (NHRM). – (43) **SF**, 1 ♀ (NHMB 692k). – (44) **SU**, Kaliningrad, 1 ♂, 1 ♀ (NHMB 992i). – (45) **SU**, Moscow Area, Naro-Forminsk distr., Ozhigovo, 2 ♀♀ 1. IX. 1985 (ZMUM).

Diagnose: ♂-Pedipalpus: Medianapophyse des Bulbus parallelseitig, Spitze der Medianapophyse breit gerundet (Abb. 5). Endapparat wie Abb. 7, mit einer dunkel sklerotisierten Spange, die vom Embolus zur Fulcrum-Spitze zieht, diese dadurch sklerotisiert. Embolus an der zum Tegulum gewandten Seite basal ohne hervorstehenden Fortsatz (Abb. 10). Tibialapophyse in der distalen Hälfte mehr oder weniger zugespitzt, am ventralen Rand nie eingekerbt (Abb. 3).

♀-Epigyne: Mittelstück durchgehend dunkel und behaart, in der oberen Hälfte jederseits 2 helle, unbehaarte, halbkreisförmige Flecke (Abb. 1). Seitliche sklerotisierte Spangen schmal und auf der ganzen Länge gleich breit.

Verbreitung: Skandinavien, West-, Mittel- und Osteuropa. Aus Südeuropa und dem Mittelmeergebiet liegen Funde nur von Korsika, Nord- und Mittelitalien vor.

Den Verbreitungsangaben von Bonnet (1930) und Brignoli (1977) ist nichts Grundlegendes hinzuzufügen. Die dort genannten Daten sollen durch die Fundortangaben des untersuchten Materials sowie durch Zitate nach 1977 ergänzt werden. **A:** (1), Thaler (1981); – **B:** (2)–(3); – **CH:** (4)–(10), Maurer (1978), Maurer & Hänggi (1986); – **D:** (11)–(23), Leist (1978), Platen (1984), Thaler (1982); – **DDR:** (24), Martin (1983); – **F:** (25)–(27), Bosmans & de Keer (1985); – **GB:** (28)–(31), Roberts (1985); – **I:** (32)–(35); – **L:** (36); – **NL:** van Helsdingen

[2]) Die halbfett gesetzten Buchstaben entsprechen den internationalen Länderkennzeichen.

(1980, 1981); – **S:** (37)–(42); – **SF:** (43); – **SU:** (44)–(45); – **YU:** Nikolić & Polenec (1981).

5.2.2. *Dolomedes plantarius* (Clerck 1757)

Araneus plantarius Clerck 1757, Aran. Suec.: 105, Taf. 5, Fig. 8 (D♀).
Dolomedes plantarius, – Thorell 1872, Rem. Syn. Europ. Spid.: 347 (D♀).
Dolomedes fimbriatus, – Simon 1876, Arachn. France, 3: 231, Taf. 12, Fig. 3 (D♂).
Dolomedes plantarius, – Bösenberg 1903, Zoologica, 14 (35): 408, Taf. 39, Fig. 602 (D♀).
Dolomedes fimbriatus var. *kulczynskii* Dahl 1908, Nova Acta Leopoldina, 88 (3): 251 (D♂).
Dolomedes fimbriatus var. *plantarius* Dahl 1908, Nova Acta Leopoldina 88 (3): 251 (D♂).
Dolomedes plantarius, – Kulczynski 1909, Bull. Ac. Sci. Cracov.: 430, Taf. 22, Fig. 2, 3, 5 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Lessert 1910, Catal. Invert. Suisse, Araign., 3: 477, Fig. 218–219 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus var. *kulczynskii,* – Roewer 1928, Tierwelt Mitteleuropas, 3: 128, Fig. 1452–1453 (D♂♀).
Dolomedes fimbriatus var. *plantarius,* – Roewer 1928, Tierwelt Mitteleuropas, 3: 218, 1452–1453 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Bonnet 1930, Bull Soc. hist. nat. Toulouse, 59: 247, Fig. 13–15, 16 (III), 21a (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Simon 1937, Arachn. France, 6 (5): 1050, Fig. 1619 (D♀).
Dolomedes clercki Simon 1937, Arachn. France, 6 (5): 1050, Fig. 1619–1620 (D♂♀) (vidi).
Dolomedes plantarius, – Holm 1947, Svensk Spindelfauna, 3: 42, Taf. 8, Fig. 89 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Duffey 1957, Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc., 18: 3, Fig. 4 (D♀).
Dolomedes plantarius, – Wiebes 1959, Zool. Verh., 42: 71, Fig. 99, 108 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Duffey 1960, Trans. Norfolk Norwich. Nat. Soc., 19: 175, Fig. 1 (D♂).
Dolomedes plantarius, – Loksa 1969, Fauna Hung., Pokok 1: 132, Fig. 171, 172 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Miller 1971, Klič Zvířeny ČSSR, 4: 171, Taf. 27, Fig. 10–12 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Tyščenko 1971, Opredelitel Paukov Evropeiskoi Tschasti SSSR: 183 (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Locket, Millidge & Merrett 1974, Brit. Spiders, 3: 39, Fig. 22b–d (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Martin 1983, Zool. Rundbr. Bez. Neubrandenb., 3: 11, Fig. 3 (D♀).
Dolomedes plantarius, – Roberts 1985, Spid. Gr. Brit. Irel., 1: 155, Fig. 67e (D♂♀).
Dolomedes plantarius, – Steinberger 1985, Carinthia II, 175/95: 152, Fig. 2 (D♂).

Bemerkungen zur Synonymie: *Dolomedes clercki* Simon 1937 unterscheidet sich weder im Bau der Medianapophyse, des Endapparates, Embolus-Ansatz am Tegulum noch in der Gestalt der Tibialapophyse von *Dolomedes plantarius.* Die Epigyne von *D. clercki* zeigt ebenfalls keinen Unterschied zu *D. plantarius.* Damit ist die von Bonnet (1930: 294) vorgeschlagene, aber nicht begründete Synonymie der beiden Arten bestätigt.

Material: (1) **A,** Kärnten, Moosburger Teich, 1 ♂ 5. VIII. 1982, 1 ♀ 15. IX. 1983 (Coll. Steinberger). – (2) **A,** Vorarlberg, Rheinspitz, 1 ♂ 19. VI. 1960 (SMF 12 006). – (3) **A,** Vorarlberg, Rheinspitz, 1 Pedipalpus 19. V. 1960 (SMF 26 523). – (4) **B,** Molenbeersel, Mariahof, 1 ♂ VI.–VII. 1977 (Coll. Janssen). – (5) **B,** Molenbeersel, Mariahof, 1 ♀ VII.–IX. 1977 (Coll. Janssen). – (6) **D,** Baden-Württemberg, Federsee, 1 ♂, 1 ♀ (Coll. Harms). – (7) **D,** Baden-Württemberg, Federsee, 1 ♂ 3. VII.–10. VII. 1984 (BF), 1 ♂ 10. VII.–17. VII. 1984 (BF), 1 ♂ 24. VII.–31. VII. 1984 (SF), 1 ♀ mit Kokon 17. VII.–24. VII. 1984 (BF) (Coll. Renner). – (8) **D,** Baden-Württemberg, Argensee, 1 ♀ 21. VI. 1984 (SMNS 271). – (9) **D,**

Bayern, Dutzendteich bei Nürnberg, 1 ♀ (BMNH). – (10) **D,** Hamburg-Bergedorf, 1 ♀ 6. X. 1910 (ZMH). – (11) **DDR,** Lübben, Spreewald, 1 ♀ 19. VI. 1956 (ZMB). – (12) **F,** „Gallia", 1 ♂, 1 ♀ (MNHN, Coll. Simon). – (13) **F,** Elsaß, Neudorf, 1 ♂ (NHMB 693e). – (14) **F,** Elsaß, Rosenau, 1 ♀ (NHMB 692d). – (15) **F,** Toulouse, 3 ♂♂, 3 ♀♀ Zucht 1923–1924 (NHMB 693f). – (16) **GB,** Norfolk, Redgrave Fen, 1 ♀ VIII. 1956 (Coll. Duffey). – (17) **GB,** Suffolk, Redgrave Fen, 2 ♂♂, 1 ♀ VI. 1960, 1 ♀ Zucht 1960–1961, 1 ♂ Zucht 1977–1978 (Coll. Duffey). – (18) **GB,** Suffolk, Redrave Fen, 1 ♂, 1 ♀ VI. 1960 (BMNH). – (19) **NL,** Kortenhoef-Pools, südl. Rand des Ijssel-Meer, 1 ♂ 29. VI. 1959 (SMF 35 471). – (20) **S,** Prov. Gästrickland, Ockelbo, 1 ♂ VI.–VII. 1950 (NHRM). – (21) **S,** Prov. Uppland, Österskär, 1 ♀ 14. VIII. 1950 (NHRM). – (22) **S,** Prov. Uppland, Lovö, 1 ♀ 14. VII. 1950 (NHRM). – (23) **SU,** Kostroma Area, Manturora distr., left bank of Unzha River, Domovitoe Lake, 1 ♀ 29. VII. 1981 (ZMUM).

Diagnose: ♂-Pedipalpus: Medianapophyse des Bulbus prolateral konvex, Spitze der Medianapophyse rinnenförmig verlängert (Abb. 6). Endapparat wie Abb. 8, ohne sklerotisierte Spange, Spitze des Fulcrum häutig. Embolus an der zum Tegulum gewandten Seite basal mit einem hervorstehenden Fortsatz (Abb. 9). Tibialapophyse an der Ventralseite eingekerbt, dadurch wird diese in einen kürzeren ventralen und einen längeren dorsalen Fortsatz gegliedert. Der dorsale, längere Ast ist quer abgestutzt (Abb. 4).

♀-Epigyne: Das Mittelfeld der Epigyne ist nie behaart. Sie ist in eine vordere helle, häutige Fläche und in eine hintere scharf gerandete, glänzend sklerotisierte Platte unterteilt. Die seitlichen Spangen sind breit und verjüngen sich in fein auslaufende Spitzen (Abb. 2).

Verbreitung: Skandinavien, West-, Mittel- und Osteuropa.

Den Verbreitungsangaben von Bonnet (1930) und Brignoli (1977) ist nichts Wesentliches hinzuzufügen. Diese Angaben werden durch die Fundorte des untersuchten Materials und durch Zitate nach 1977 ergänzt. **A:** (1)–(3), Steinberger (1985); – **B:** (4)–(5), Bosmans & Janssen (1979); – **CH:** Maurer (1980); – **D:** (6)–(10); – **DDR:** (11), Martin (1983); – **F:** (12)–(15); **GB:** (16)–(18), Roberts (1985); – **NL:** (19), van Helsdingen (1980); – **S:** (20)–(22); – **SU:** (23), Childibaev & Akhmetbekova (1981); – **YU:** Nikolić & Polenec (1981).

6. Literatur

Barrientos, J. A. (1978): *Dolomedes* et *Pisaura* dans la région catalane (Araneida, Pisauridae). – Revue Arachnol., **2:** 17–21; Avignon.

Blackwall, J. (1870): A list of spiders captured by Professor E. Perceval Wright, M. D., in the province of Lucca, in Tuscany, in the summer of 1863, with characters of such species as appear to be new or little known to arachnologists. – J. Linn. Soc. (Zool.), **10:** 405–434; London.

Bonnet, P. (1930): La mue, l'autotomie et la régéneration chez les Araignées avec une étude des Dolomèdes d'Europe. – Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, **59:** 237–700; Toulouse.

– (1946): L'instinct maternelle des Araignées à l'épreuve de l'expérimentation. – Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, **81:** 185–250; Toulouse.

– (1956): Bibliographia araneorum. Analyse méthodique de toute la literature jusqu'en 1939, **2** (2): 919–1926; Toulouse.

Bösenberg, W. (1901–1903): Die Spinnen Deutschlands. – Zoologica, Stuttg., **14** (35): 1–465; Stuttgart.

Bosmans, R. & M. Janssen (1979): Araignées rares ou nouvelle pour la fauna belge. – Bull. Annls Soc. r. ent. Belg., **115:** 30; Bruxelles.

Bosmans, R. & R. de Keer (1985): Catalogue des Araignées des Pyrénées. Espèces citées, nouvelles récoltes, bibliographie. – Documents de Travail, **23:** 1–68; Bruxelles.

BRIGNOLI, P. M. (1977): Ragni d'Italia XXVII. Nuovi dati su Agelenidae, Argyronetidae, Hahniidae, Oxyopidae e Pisauridae, cavernicoli ed epigei (Araneae). – Quad. Mus. Speleol. „V. Rivera", **4:** 3–117; L'Aquila.

CHILDIBAEV, D. & R. T. AKHMETBEKOVA (1981): The spider *Dolomedes plantarius* (Araneae) – a new regulator of numbers in bloodsucking mosquitoes. – Izvestya Akad. Nauk Kazakh. SSR, (Biol.), **6:** 26–28; Alma Ata. [russisch]

CLERCK, C. (1757): Svenska Spindlar (Aranei Suecici). – 153 pp.; Stockholm.

DAHL, F. (1883): Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands mit einer anatomisch-biologischen Einleitung. – Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **5:** 13–88; Kiel.

– (1908): Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalt der Natur. Nach statistischen Untersuchungen dargestellt. – Nova Acta Leopoldina, **88:** 175–678; Halle.

DAHL, F. & M. DAHL (1927): Spinnentiere oder Arachnoidea II: Lycosidae s. lat. (Wolfspinnen im weitern Sinne). – *In:* F. DAHL (Hrsg.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, **5:** 1–80; Jena.

DUFOUR, L. (1831): Description et figures de quelques Aranéides nouvelles ou mal connues; et procédé pour conserver à sec Invertébrés dans les collections. – Annls Sci. nat., Zool., **22:** 355–371; Paris.

HAHN, C. W. (1831): Die Arachniden, **1:** 1–129; Nürnberg.

– (1834): Die Arachniden, **2:** 1–75; Nürnberg.

HELSDINGEN, P. J. van (1980): Novus Catalogus Aranearum husque in Hollandia Inventarum. – 145 pp.; Leiden.

– (1981): Nieuwe spinnen uit het Peelgebied (Arachnida). – Ent. Ber., **41:** 33–39; Amsterdam.

KOCH, C. L. (1848): De Arachniden, **14:** 1–210; Nürnberg.

KULCZYNSKI, W. (1909): Fragmenta arachnologica, VII. XI. De Pisauridis et Lycosidis Europaeis nonnullis. – Bull. Acad. Cracovie, **1909:** 427–444; Cracovie.

LEIST, N. (1978): Die Spinnen des Rußheimer Altrheins. – *In:* Der Rußheimer Altrhein, eine nordbadische Auenlandschaft. – Natur- u. Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., **10:** 365–398; Karlsruhe.

LESSERT, R. de (1910): Araignées. – Catal. Invert. Suisse, **3:** 1–639; Genf.

MARTIN, D. (1983): Die Spinnenfauna des Naturschutzgebietes „Ostufer der Müritz". – Zoolog. Rundbrief Bez. Neubrandenburg, **3:** 3–36; Neubrandenburg.

MAURER, R. (1978): Katalog der schweizerischen Spinnen (Araneae) bis 1977. – 113 S.; Zürich.

– (1980): Für die Schweiz neue und bemerkenswerte Spinnen (Araneae). – Mitt. schweiz. ent. Ges., **53:** 157–162; Liebefeld.

MAURER, R. & A. HÄNGGI (1986): Zur Spinnenfauna des Aargaus. – Mitt. aargau. naturf. Ges., **31:** 331–346; Aarau.

NIKOLIĆ, F. & A. POLENEC (1981): Aranea. – *In:* Catalogus Faunae Jugoslaviae III/4. Consil. Social. Foederat. Jugoslaviae, 135 pp.; Ljubljana.

OHLERT, E. (1867): Die Araneiden oder echten Spinnen der Provinz Preußen. – 172 S.; Leipzig.

PALMGREN, P. (1939): Ökologische und physiologische Untersuchungen über die Spinne *Dolomedes fimbriatus* (Cl.). – Acta zool. fennica, **24:** 1–42; Helsingfors.

PLATEN, R. (1984): Ökologie, Faunistik und Gefährdungssituation der Spinnen (Araneae) und Weberknechte (Opiliones) in Berlin (West) mit dem Vorschlag einer roten Liste. – Zool. Beitr., (N.F.) **28:** 125–168; Berlin.

RENNER, F. (1986): Zur Nischendifferenzierung bei *Pirata*-Arten (Araneida, Lycosidae). – Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, (N.F.) **28:** 75–90; Hamburg.

ROBERTS, M. J. (1985): The Spiders of Great Britain and Ireland, **1:** 1–229; Colchester.

ROEWER, C. F. (1954): Katalog der Araneae, **2:** 1–1751; Brüssel.

SCHMIDT, G. (1953): Eine deutsche Spinne, die Wirbeltiere frißt. – Orion, **8:** 310–311; Murnau.

– (1957): Einige Notizen über *Dolomedes fimbriatus* (Cl.). – Zool. Anz., **158:** 83–97; Leipzig.

SIMON, E. (1876): Les Arachnides de France, **3:** 1–360; Paris.
– (1937): Les Arachnides de France, **6** (5): 979–1298; Paris.
STEINBERGER, K.-H. (1985): Über einige bemerkenswerte Spinnen aus Kärnten (Arachnida, Aranei). – Carinthia II, **175/95:** 151–154; Klagenfurt.
THALER, K. (1981): Bemerkenswerte Spinnenfunde in Nordtirol (Österreich) (Arachnida: Aranei). – Veröff. Mus. Ferdinandeum Innsbr., **61:** 105–150; Innsbruck.
– (1982): Webespinnen (Aranei), Weberknechte (Opiliones). – *In:* LÖSER, S., E. MEYER & K. THALER: Laufkäfer, Kurzflügler, Asseln, Webespinnen, Weberknechte und Tausendfüßer des Naturschutzgebietes „Murnauer Moos" und der angrenzenden westlichen Talhänge (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae; Crustacea: Isopoda; Aranei; Opiliones; Diplopoda). – Entomofauna, (Suppl.) **1:** 369–446; Linz.
THORELL, T. (1856): Recensio critica Aranearum Suecicarum quas descripserunt Clerckius, Linnaeus, de Geerus. – Nova Acta R. Soc. Scient. upsal., (3) **2** (1): 61–176; Upsala.
– (1870–1873): Remarks on synonyms of European spiders. – 645 pp.; Upsala.
– (1875): Description of several European and North African spiders. – K. svenska Vetensk.-Akad. Handl., (N.F.) **13** (5): 3–203; Upsala & Stockholm.
WALCKENAER, C. A. (1837): Histoire naturelle des insectes. Aptères. **1:** 1–682; Paris.
– (1842): Histoire naturelle des insectes. Aptères. **2:** 1–549; Paris.
WIEHLE, H. (1949): Die umsäumte Listspinne *(Dolomedes fimbriatus).* – Natur Volk, **67:** 313–318; Frankfurt.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. FRANZ RENNER, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 407	10 S.	Stuttgart, 15. 12. 1987

SMITHSONIAN
MAY 2 4 1988
LIBRARIES

Eine neue Caeniden-Gattung *Afrocercus* gen. nov. und Bemerkungen zu *Tasmanocaenis tillyardi* (Insecta: Ephemeroptera)

A New Genus of the Caenidae *Afrocercus* gen. nov. and Remarks on *Tasmanocaenis tillyardi* (Insecta: Ephemeroptera)

Von Peter Malzacher, Ludwigsburg

Mit 7 Abbildungen

Summary

(1.) The **new genus** *Afrocercus* is described, of which only one species – *Afrocercus forcipatus* **spec. nov.** – is known so far. Because of the structure of its genitalia and the prosternum this species from Uganda is assigned to the subfamily Brachycercinae.

(2.) A redescription of the type specimens of *Tasmanocaenis tillyardi* (Lestage) from the British Museum is given. The diagnostic features, especially of the genitalia, are compared with those of the subfamilies Brachycercinae and Caeninae.

(3.) It can be inferred that the genus *Tasmanocaenis* branched off from the Caeninae in rather early time.

(4.) The geographic range of the genera *Afrocercus* and *Tasmanocaenis* is considered as indication that the evolution of the Caenidae started in Southern Gondwana.

Zusammenfassung

1. Die **neue Gattung** *Afrocercus* mit der einzigen bekannten Art *Afrocercus forcipatus* **spec. nov.** wird beschrieben. Auf Grund des Genitalbaus und des Prosternum wird die in Uganda vorkommende Art der Unterfamilie Brachycercinae zugeordnet.

2. Die Typen von *Tasmanocaenis tillyardi* (Lestage) aus dem Britischen Museum werden beschrieben und die diagnostischen Merkmale, insbesondere der Genitalien, mit denen der Unterfamilien Brachycercinae und Caeninae verglichen.

3. Es wird auf eine frühe Abtrennung der Gattung *Tasmanocaenis* von den Caeninae geschlossen.

4. Die geographische Ansiedlung der Gattungen *Afrocercus* und *Tasmanocaenis* wird als Hinweis darauf gedeutet, daß die Evolution der Familie Caenidae im südlichen Gondwana ihren Anfang nahm.

1. Einleitung

In einer ausführlichen Untersuchung revidiert SOLDAŃ (1986) die Caenidae mit Ocellarfortsätzen im Larvenstadium und beschreibt neben der bisher ausschließlich bekannten Gattung *Brachycercus* Curtis drei weitere Gattungen: *Insulibrachys* Soldań, *Cercobrachys* Soldań und *Caenoculis* Soldań. Die Verbreitung der Gruppe – sie soll im folgenden als Unterfamilie Brachycercinae der Unterfamilie Caeninae gegenübergestellt werden – erstreckt sich über die gesamte Holarktis, die Neotropis und die orientalische Region. Von der Aethiopis waren bisher keine Vertreter dieser Gruppe bekannt (*Brachycercus kabyliensis* Soldań aus Nord-Algerien gehört zum palaearktischen Faunenkreis). In der Sammlung des Britischen Museum (London) fand ich ein einzelnes Männchen aus Uganda, das auf Grund des Baues der Genitalien und des Prosternum zu den Brachycercinae zu rechnen ist, jedoch keiner der bisher bekannten Gattungen angehört und in dieser Arbeit als neue Gattung *Afrocercus* beschrieben wird. Im Britischen Museum befinden sich auch die Typen von *Tasmanocaenis tillyardi* (Lestage). Von dieser Art wurde unlängst eine detaillierte Neubeschreibung gegeben (SUTER 1986). Die Typusexemplare, insbesondere die Genitalien, werden in der vorliegenden Arbeit ergänzend beschrieben. Unter Einbeziehung des Typus von *Tasmanocaenis tonnoiri* aus dem Museum in Brüssel, wird das Verwandtschaftsverhältnis der Gattung zu den beiden Unterfamilien diskutiert.

Mein herzlicher Dank gilt den Kollegen Dr. P. C. BARNARD (London), Dr. P. DESSART (Brüssel) und Dr. T. SOLDAŃ (Prag), die mir Material für die Untersuchungen zur Verfügung stellten.

2. Gattungs- und Artdiagnosen

2.1. *Afrocercus* gen. nov.

Typusart: *Afrocercus forcipatus* spec. nov.

Männchen: Körper auffallend klein und gedrungen, Abdomen kurz. Scapus breiter als lang, Pedicellus viel länger als der Scapus. Lateralocellen groß (Abb. 7a). Vordercoxae weit voneinander entfernt, Prosternum breit; Querkiel des Prosternum kantig und etwas nach vorne gezogen (Abb. 4a). Metanotum flach, Hinterrand in einen breiten, dünnwandigen Fortsatz auslaufend (Abb. 6b). Segmente 1 und 4–7 mit kurzen Lateralfortsätzen. Styliger etwa halbkreisförmig, mit zur Spitze nach innen gebogenen und basal stark verbreiterten Lateralskleriten; Gonopoden kräftig, kurz und stark gebogen, schwach gefurcht (Abb. 1). Flügelgeäder: R2, IR3A, IR3B, IMP, MP2 und CuA1 basal frei endend; MP1 und An1 basal stark gebogen und einander genähert; Querader zwischen R1 und R2 teilt R2 im Verhältnis 2:1; R3-Adern in die Länge gestreckt (Abb. 5a).

Afrocercus forcipatus spec. nov.

Männchen

Körperlänge: 2,5 mm. Flügellänge: 2,5 mm. Vorderbeine sehr lang und dünn: 2,3 mm. Vorderfemur/Vordertibia = 0,41. Vordertibia/Vordertarsus = 1,0. Vorderbein/Hinterbein = 2,6. Längenverhältnis der Tarsalglieder des Vorderbeins: 1:6,5:3,0:2,8:2,5. Pedicellus 1,4mal länger als breit und fast doppelt so lang wie der Scapus; Fühlergeißel basal stark erweitert (Abb. 7a).

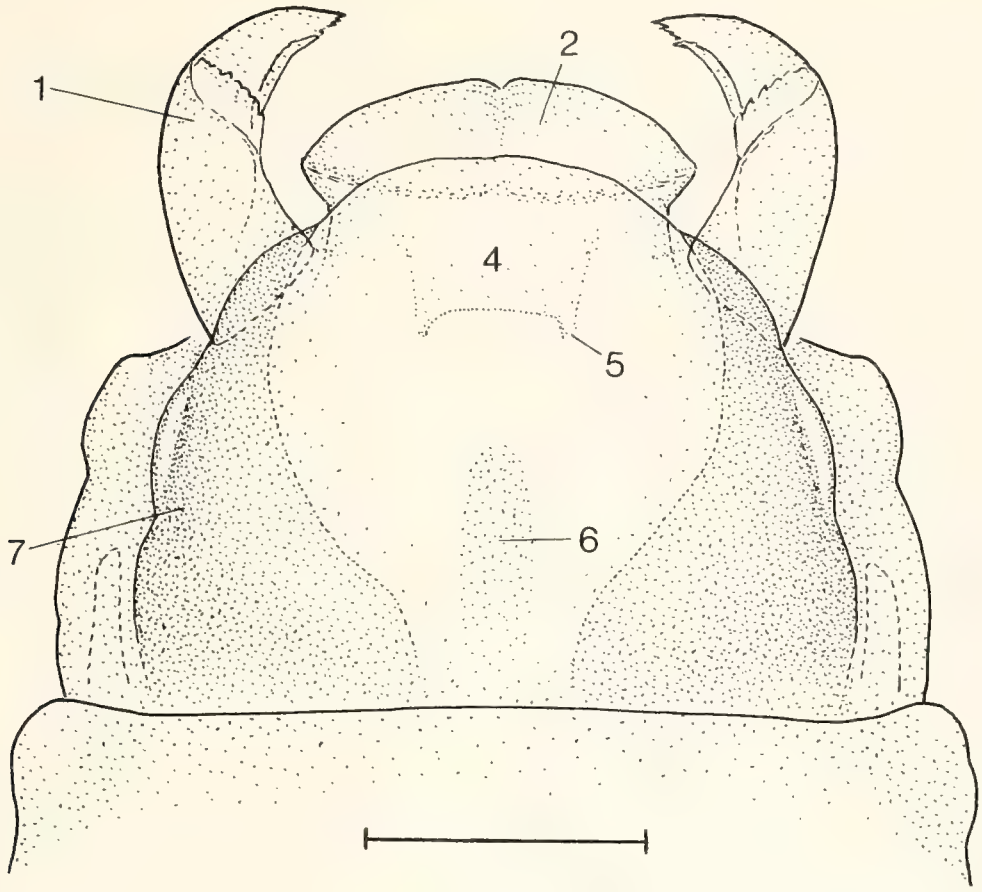


Abb. 1. Männliche Genitalien von *Afrocercus forcipatus* (Bedeutung der Ziffern siehe Abb. 2.). – Maßstab: 0,1 mm.

Chitinfärbung: Durch die lange Konservierung verändert und vermutlich stark aufgehellt.

Epidermispigmente: Ebenfalls teilweise ausgebleicht. Frons und Kopfnähte, Hinterrand von Pro- und Metanotum sowie der posteriomediane Fortsatz des letzteren spärlich pigmentiert. Deutliche Zeichnung der Abdominaltergite, von vorne nach hinten abnehmend; Tergit 1 jederseits der Mitte mit einem länglichen Querfleck; Tergit 2 mit einem in der Mitte verengten Querband, besonders kräftig am Hinterrand. Außerdem Pigmentflecken auf den Paratergiten, den Pleuren und Coxen. Vorderfemora mit dunkelbrauner Außenkante. Vordertibien diffus grau pigmentiert, apikal verdichtet.

Penis kurz und breit, mit konvexem Hinterrand; die verwachsenen Penisloben überragen den breiten Schaft seitlich nur wenig. Sie bilden lateral 2 stumpfe Ecken, die an der Ventralseite durch einen schmalen Wulst verbunden sind. Die Lateralsklerite sind neben den Gonopoden die am stärksten sklerotisierten Teile. Sie sind, wie der langovale Zentralsklerit, bräunlich gefärbt. Vom sehr zarten Styligersklerit ist nur der Vorderrand schwach zu erkennen. Die Gonopoden biegen sich hinter dem Penis wie die Schenkel einer Zange zur Mitte (Abb. 1). Daneben weisen sie Besonderheiten auf, die bisher von keiner anderen Caeniden-Art bekannt sind: Nahe der Mitte verläuft eine schräge, stark sklerotisierte Querleiste. Von ihr aus erstreckt sich apikalwärts eine zarte, am Rande fein gezähnte Lamelle. Die apikale Hälfte der Gonopoden zeigt – neben einer längsgerieften Oberfläche – am Innenrand eine flache Furche, die kurz vor der Spitze endet. Der Innenrand ist hinter der Spitze unregelmäßig gezähnt (Abb. 3a).

Weibchen, Subimagostadien und Larven sind unbekannt.

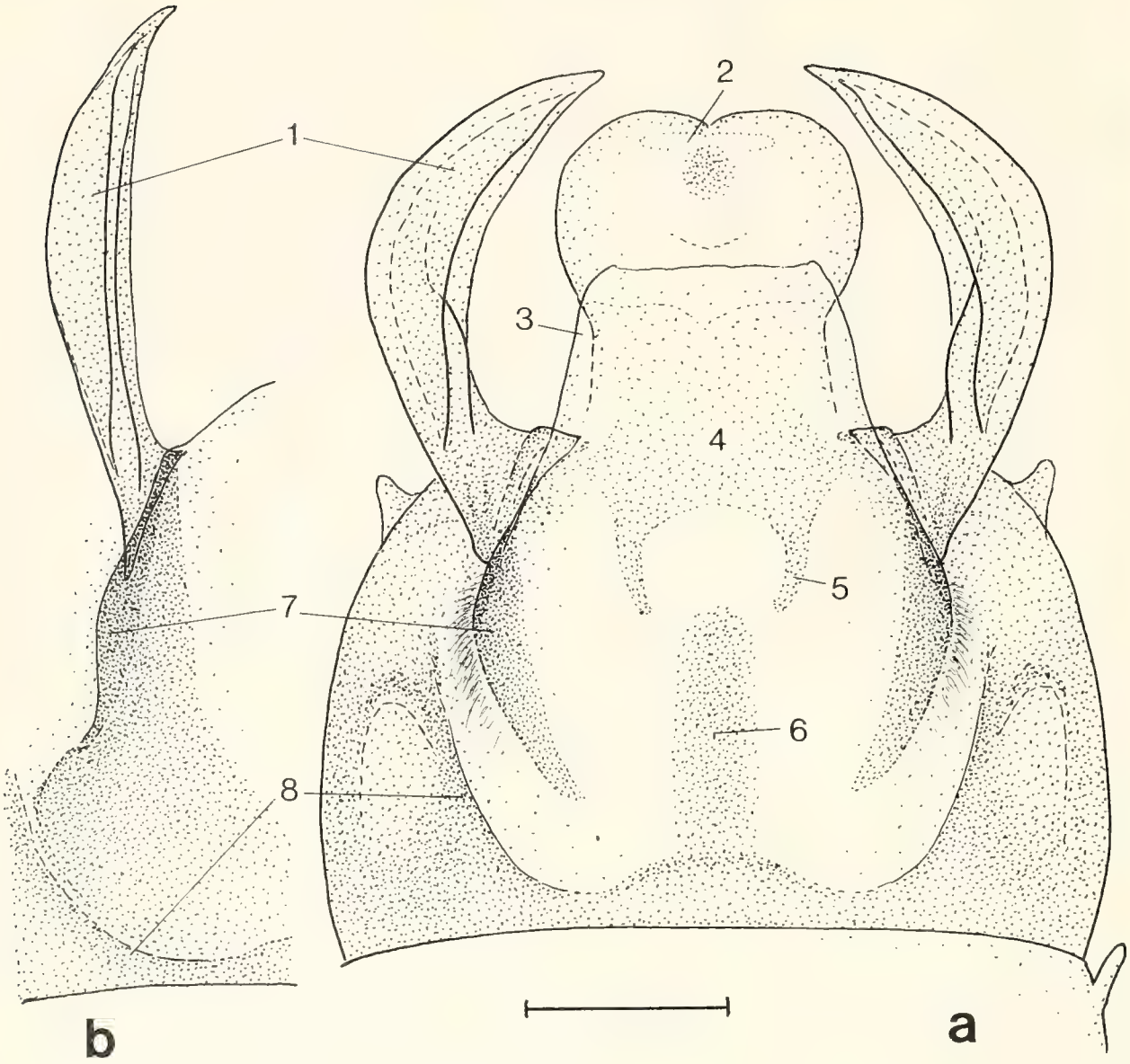


Abb. 2. Männliche Genitalien. – a. *Tasmanocaenis tillyardi*, – b. *Brachycercus harrisella* (Ausschnitt). – *Bedeutung der Ziffern: 1* = Gonopoden, *2* = Penis, *3* = Styligerplatte, *4* = Styligersklerit, *5* = Apophysen, *6* = Zentralsklerit, *7* = Lateralsklerit, *8* = Basolateralsklerit. – Maßstab: 0,1 mm.

Holotypus: 1 ♂ (Imago); Uganda: Mengo, Entebbe; leg. P. S. Corbet; Br. Mus. No. 1956–751. Genitalien, Beine und Flügel als Mikropräparat.

2.2. *Tasmanocaenis tillyardi* (Lestage 1938)

Tillyard 1936: 56 (sub *Caenis scotti*); – Lestage 1938: 320 (sub *Caenis tillyardi*); – Demoulin 1955: 4; – Suter 1986: 362.

Männchen

Körperlänge: 3,3–3,4 mm. Flügellänge: 3,4–3,5 mm. Vorderbeine sehr lang und dünn: 3,0 mm. Vorderfemur/Vordertibia = 0,44–0,45. Vordertibia/Vordertarsus = 1,17–1,18. Vorderbein/Hinterbein = 2,70. Längenverhältnis der Tarsalglieder des Vorderbeins: 1:(5,3–5,9):(2,6–2,7):(2,0–2,2):(1,5–1,6). Pedicellus 2,6mal länger als breit und 2,5 bis 3,0mal so lang wie der Scapus; Fühlergeißel basal nicht erweitert; Lateralocellen groß (Abb. 7b). Prosternum mit dreieckig angeordneten Chitinleisten

Abb. 3. Gonopoden. – a. *Afrocercus forcipatus,* – b. *Tasmanocaenis tillyardi,* – c. *Cercobrachys etowah,* – d. *Brachycercus harrisella.* – Maßstäbe a–d: 50 µm.

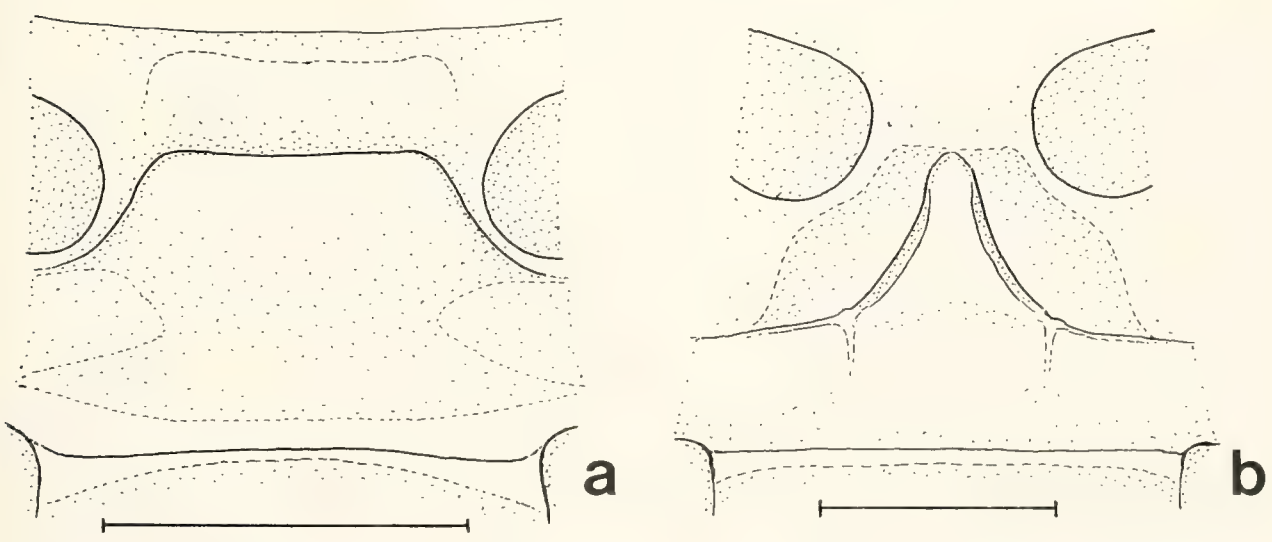


Abb. 4. Mediane Partie des Prosternum zwischen den Coxae. – a. *Afrocercus forcipatus,* – b. *Tasmanocaenis tillyardi.* – Maßstäbe: 0,2 mm.

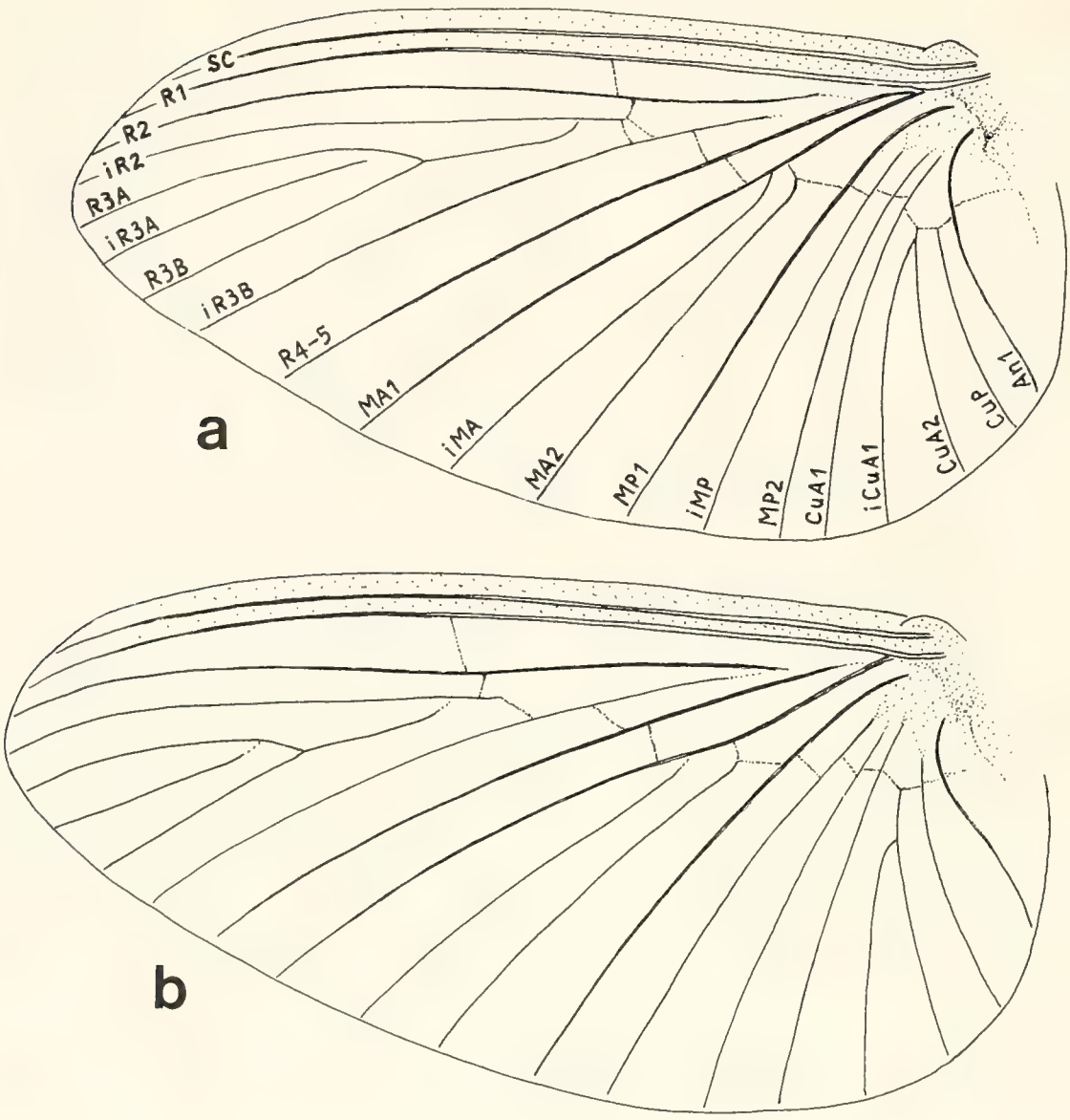


Abb. 5. Flügel. – a. *Afrocercus forcipatus,* – b. *Tasmanocaenis tillyardi.* – Flügellänge a: 2,5 mm; Flügellänge b: 3,5 mm.

(Prosternaldreieck) (Abb. 4b). Metanotum in der Mitte dorsad aufgebogen (Abb. 6c). Abdominalsegmente 1 und 4–9 mit kurzen Lateralfortsätzen.

Penis lang, keulenförmig; Loben zu einem runden, dorsoventral etwas komprimierten Kopf verschmolzen; ventrale Querfalte angedeutet, hinter ihr ein schwacher, runder Pigmentfleck; apikodorsal mit kraterförmiger Vertiefung; Schaft und basaler Teil des Kopfes vom häutigen Styliger-Hinterrand bedeckt. Styligersklerit eng der Penisbasis angeschlossen, mit 2 langen, gebogenen Apophysen. Die länglichen, basal zugespitzten Lateralsklerite bilden die stark sklerotisierten Gonopoden-Gelenke; auch die Basolateralsklerite sind stark sklerotisiert (Abb. 2a). Die langen, gebogenen und apikal zugespitzten Gonopoden sind hinter der sehr breiten Basis etwas verjüngt. Hier beginnt die tiefe Längsfurche, deren Ränder von 2 scharfen Kielen gebildet werden, und die bis zur Spitze verläuft. Basal erkennt man einen weiteren Kiel, der zur Mitte in die Furche versenkt ist und dort endet. An der Dorsalfläche verläuft in der apikalen Hälfte ein weiterer Längskiel. Ein stark sklerotisierter, basal gelegener Querwulst bildet ein Gegenlager zum Lateralsklerit (Abb. 3b).

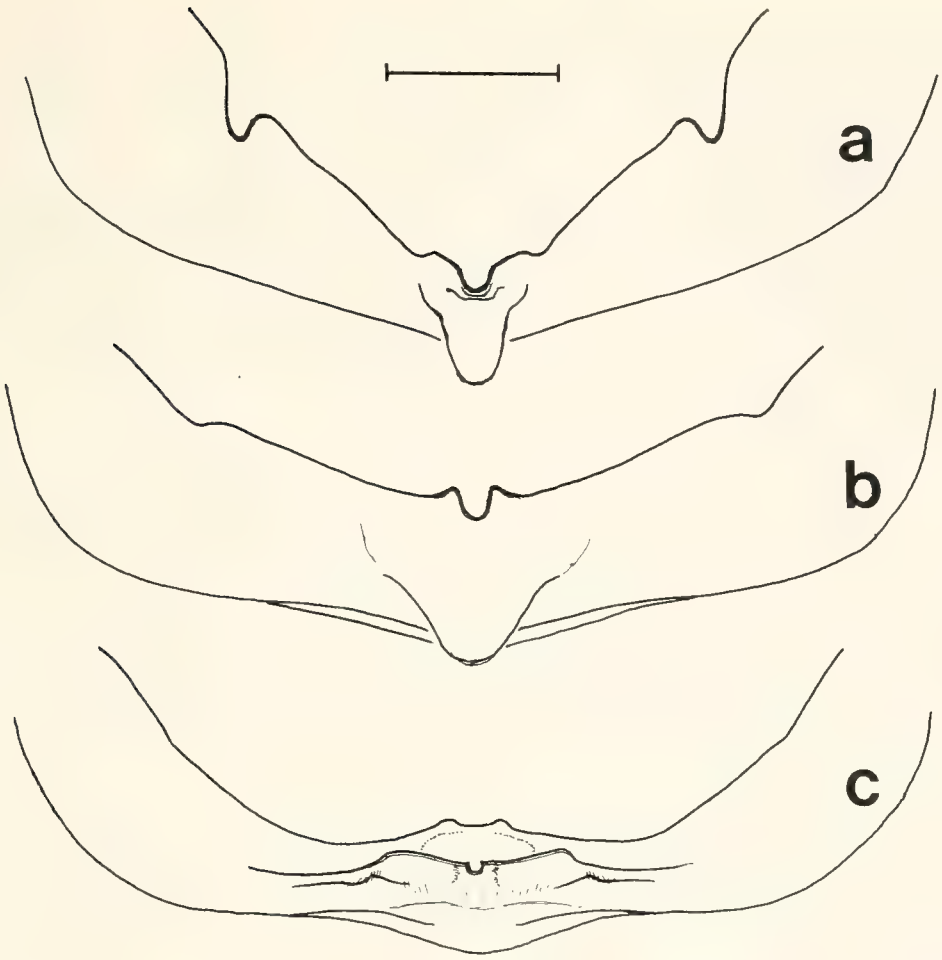


Abb. 6. Metanotum. – a. *Cercobrachys etowah,* – b. *Afrocercus forcipatus,* – c. *Tasmanocaenis tillyardi.* – Maßstab: 0,1 mm.

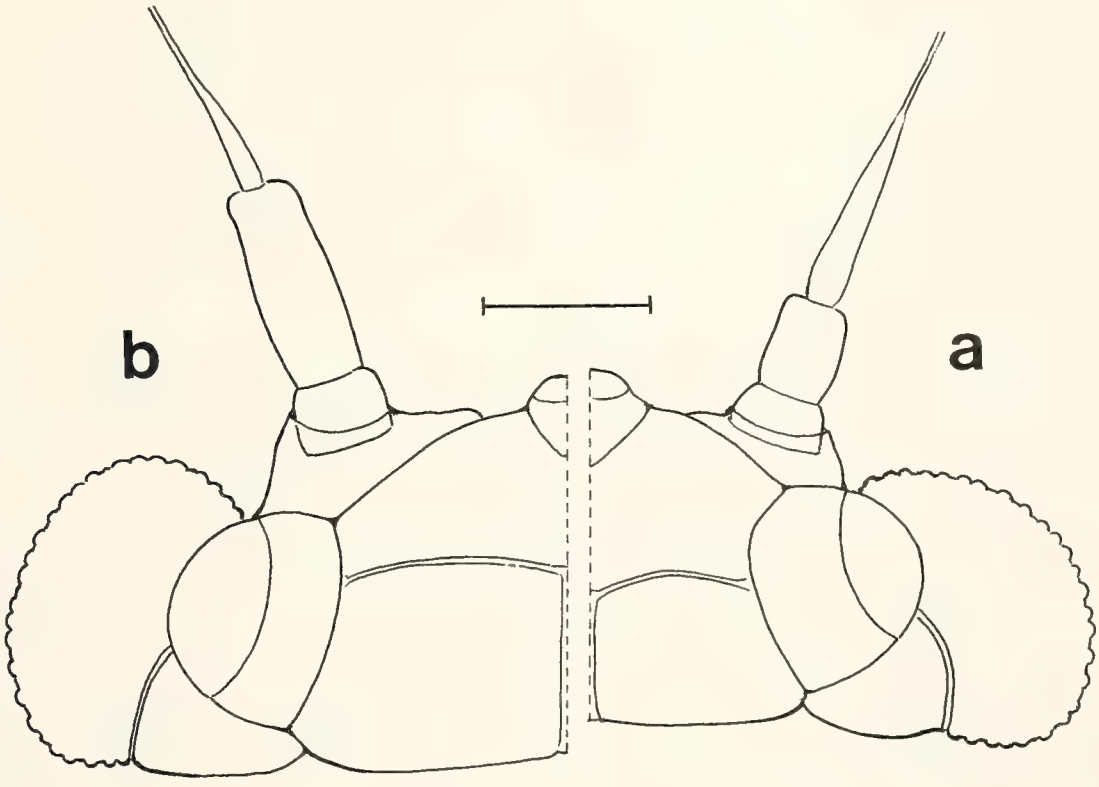


Abb. 7. Kopf von dorsal. – a. *Afrocercus forcipatus* (rechte Hälfte), – b. *Tasmanocaenis tillyardi* (linke Hälfte). – Maßstab: 0,1 mm.

3. Diskussion

Die Imaginalstadien der Brachycercinae weisen folgende diagnostisch bedeutsame Differenzierungen auf:

1. Prosternum sehr breit, Coxen der Vorderbeine lateral inserierend. Dieses Merkmal soll außer den Brachycercinae auch *Austrocaenis* aufweisen. Tiere der Art *Austrocaenis capensis,* die ich im Britischen Museum sah, hatten aber ein relativ schmales Prosternaldreieck, wie es den Caeninae zu eigen ist. Bei *Afrocercus* zeigt das breite Prosternum – im Gegensatz zu den anderen Gattungen – eine nach vorne gezogene Querkante (Abb. 4a).
2. Basalglieder der Antennen in Gestalt und Größe heterogen. In den meisten Fällen von der relativ einheitlichen Ausbildung bei den Caeninae unterschieden. Bei *Brachycercus* ist der Pedicellus 1,5–2,5mal so lang wie der Scapus (hier einige Überschneidungen mit *Caenis*-Arten), seine Seiten sind konvex. Bei *Cercobrachys* sind, soweit bekannt, beide Glieder länglich; der Pedicellus ist nicht oder nur wenig länger als der Scapus; der Pedicellus von *Insulibrachys* ist zur Spitze sehr deutlich verengt, mit schwach konkaven Seiten (Soldań 1986). Bei *Afrocercus* schließlich sind beide Basalglieder sehr kurz, der Scapus sogar deutlich breiter als lang (Abb. 7a).
3. Metanotum dorsal flach, mit einem medianen, nach hinten gerichteten Fortsatz, der oft charakteristisch geformt ist (Abb. 6a, b). Bei den Caeninae ist das Metanotum in der Mitte emporgewölbt und bildet einen queren Kiel oder Wulst. Ein nach hinten gerichteter häutiger Fortsatz tritt bei einigen Arten zusätzlich auf.
4. Lateralfortsätze des Abdomen entweder lang und dünn, wie bei *Brachycercus* oder lang und zum Teil dorsad gerichtet wie bei *Cercobrachys* (cf. Soldań 1986). *Afrocercus* hat zwar nur kurze Filamente, doch fehlen wie bei *Cercobrachys* die Fortsätze des 8. und 9. Segmentes. Die sehr langen Lateralfilamente der Brachycercinae, die auf die mittleren Abdominalsegmente beschränkt sind, repräsentieren offenbar ein Überbleibsel des larvalen Kiemenkorbes (cf. Soldań 1986), der aus den Lateralfortsätzen eben dieser Segmente gebildet wird. Relativ lange Lateralfilamente gibt es auch bei einigen *Caenis*-Arten, deren Larven ebenfalls große Lateralfortsätze, jedoch keinen Kiemenkorb aufweisen (Malzacher 1984). Daraus folgt, daß auch die Larven von *Afrocercus forcipatus* spec. nov. vermutlich keinen Kiemenkorb besitzen, was innerhalb der Brachycercinae plesiomorph sein dürfte.
5. Die Gonopoden sind mindestens andeutungsweise (*Afrocercus*), meist aber über die ganze Länge gefurcht (andere Gattungen). Die Furchung verläuft bei *Brachycercus* ziemlich gerade (Abb. 3d) oder ist in der Basalhälfte mehr oder weniger stark auf die Dorsalseite verdreht (*Cercobrachys,* Abb. 3c).
6. Lateralsklerite basal verbreitert (Abb. 2b); besonders breit sind sie bei *Afrocercus* (Abb. 1). Der hintere Teil läuft in eine Spitze aus, die mehr oder weniger gerade oder – wie bei *Afrocercus* – nach innen gebogen sein kann. Ihr apikaler Seitenrand, der am stärksten sklerotisierte Teil, überdeckt die Basis der Gonopoden, die somit in einer Rinne inserieren, wodurch ihre dorsoventrale Beweglichkeit eingeschränkt ist. Die Basolateralsklerite sind eng mit den Lateralskleriten verbunden (Abb. 2b). Bei den Caeninae sind die Lateralsklerite schwächer entwickelt und schmal sichelförmig, obgleich sie bei bestimmten Gruppen deutlich sklerotisiert und an den Gonopoden-Gelenken beteiligt sind (cf. Malzacher 1984).

7. Styligersklerit nur schwach und dünnhäutig ausgebildet und nicht erkennbar an der Bildung der Gonopoden-Gelenke beteiligt. Er besitzt jedoch 2 oft stärker sklerotisierte, nach vorne gerichtete Apophysen, die paramedian, in größerem Abstand zu den Gonopoden-Gelenken, inserieren. Die enge Verbindung mit dem Penisschaft, die SOLDAŃ veranlaßte, die beiden Apophysen als Anhänge des Penis aufzufassen, stellt die Möglichkeit der Herkunft des Styligersklerit aus den Basalplatten des Penis erneut zur Diskussion (cf. GRANDI 1960). Bei den Caeninae ist er deutlicher vom Penis abgetrennt und der Styliger-Platte zugeordnet. Außerdem nimmt er, als stärker sklerotisierte Struktur, entscheidend an der Bildung der Gonopoden-Gelenke teil (vermutlich apomorph innerhalb der Caeninae). Unauffällig bleibt er nur bei solchen *Caenis*-Arten, deren Styliger insgesamt nur schwach sklerotisiert sind.
8. Chorion der meist langgestreckten Eier, soweit bekannt, mit Rippen. Bei Caeninae wurden solche nicht beobachtet.

Auf Grund der oben genannten Kriterien ist die Gattung *Afrocercus* den Brachycercinae zuzuordnen, innerhalb derer sie eine stammgruppennahe Stellung einnehmen dürfte. Für eine frühzeitige Trennung von der Hauptentwicklungslinie der Unterfamilie spricht auch die außergewöhnliche Form der Gonopoden, in deren Querteilung man Reste einer früheren Zweigliedrigkeit vermuten könnte.

Für *Tasmanocaenis tillyardi* ergibt sich folgende Situation: Die Art weist sowohl Merkmale des brachycercinen als auch des caeninen Typs auf. Die ersteren beschränken sich fast ausschließlich auf die Genitalien: Form und Ausdifferenzierung der Gonopoden; ihre funktionelle Einheit mit den Lateralskleriten – bei gleichzeitig wenig entwickeltem Styligersklerit – sowie dessen paramediane Apophysen. *Caenis*-artig sind: Die deutliche Trennung der basal nicht erweiterten Lateralsklerite von den Basolateralskleriten und die Ausbildung von Prosternum und Metanotum. Die basalen Fühlerglieder zeigen dagegen Proportionen, wie sie bei der Gattung *Brachycercus*, aber auch bei wenigen *Caenis*-Arten vorkommen (afrikanische Arten, Neubeschreibung in Vorbereitung).

Erstaunlicherweise sind die brachycercinen Merkmale, insbesondere die starke Furchung der Gonopoden, bei der 2. Art der Gattung, *Tasmanocaenis tonnoiri*, nicht ausgebildet. Das Typusexemplar und die Abbildung in der Wiederbeschreibung durch SUTER (1984) zeigen vielmehr gebogene, stark sklerotisierte Gonopoden mit völlig glatter Oberfläche (mit Ausnahme weniger basaler Warzen) und etwas abgestumpfter Spitze. Nach brieflicher Mitteilung von Dr. SUTER (Salisbury) ist die Furchung der Gonopoden bei australischen Arten kein gattungsrelevantes Merkmal. Ich schließe daraus, daß es bei weiteren Arten Übergänge zwischen gefurchten und ungefurchten Gonopoden gibt[1]).

Die Wahrscheinlichkeit, daß sich ein so differenziertes Merkmal wie die gefurchten Gonopoden zweimal entwickelt hat, ist nicht sehr groß, zumal auch strukturell keine Hinweise auf eine doppelte Entstehung existieren (die Anordnung

---

[1]) Diese Vermutung wird bestätigt durch eine in Vorbereitung befindliche Arbeit von J. ALBA-TERCEDOR & P. J. SUTER: A new species of Caenidae from Australia: *Tasmanocoenis arcuata* sp. n. (Insecta, Ephemeroptera). – Aquat. Insects.

Die Gonopoden der Arten *T. jillongi* Hark. und *T. arcuata* zeigen solche Übergangsstadien.

Den Autoren danke ich für die Zusendung einer Kopie ihres Manuskripts.

der Furchen ist im Prinzip bei allen Formen sehr ähnlich). Es dürfte sich daher wahrscheinlich um ein plesiomorphes Merkmal handeln, das die Gattung *Tasmanocaenis* mit den Brachycercinae zunächst gemeinsam hatte und das sich dann bei einigen Arten zurückbildete. Da *Tasmanocaenis* andererseits mit den Caeninae durch zwei vermutliche Synapomorphien verbunden ist (Form des Prosternum und hochdifferenzierte Microtrichien-Reihe an den Deckkiemen der Larven), ist eine Abzweigung der Gattung von dieser Unterfamilie anzunehmen. Diese muß frühzeitig erfolgt sein, da der australische Kontinent vom heutigen Verbreitungsgebiet der Caeninae schon lange getrennt ist und sich in der Zwischenzeit die Vielzahl der rezenten Gonopodenformen der Unterfamilie entwickelt hat.

Auf den südlichen Kontinenten existieren also heute 2 Gattungen, die sich jeweils von der Basis einer der beiden großen Entwicklungslinien der Caenidae abgezweigt haben. Eine Tatsache, die ein neues Licht auf die Frage nach Entstehung und Ausbreitungsgeschichte der Familie wirft. EDMUNDS (1979) nimmt eine von der Orientalis ausgehende Ausbreitung an, was in einem späteren Zeitabschnitt, für einen Teil der Caeninae, zutreffen mag. Die Trennung der beiden Unterfamilien muß jedoch nach den jetzigen Erkenntnissen viel früher, vermutlich im südöstlichen Teil von Gondwana stattgefunden haben, von wo aus dann die Besiedlung der nördlichen Hemisphäre erfolgte.

4. Literatur

DEMOULIN, G. (1955): Les Brachycercidae australiens. Le genre *Tasmanocaenis* Lestage. – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. **31** (10): 1–7; Bruxelles.

EDMUNDS, G. F. (1979): Biogeographical relationships of the Oriental and Ethiopian mayflies. – Proc. 2nd int. Conf. Ephemeroptera, pp. 11–14; Krakow.

GRANDI, M. (1960): Contributi allo studio degli Efemeroidei italiani XXIII. Gli organi genitali esterni maschili degli Efemeroidei. – Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna **24**: 67–120; Bologna.

LESTAGE, J. A. (1938): Contribution à l'étude des Ephéméroptères. XX. Note synonymique. *Caenis scotti* Till. (1935) nec. Ulmer (1930) = *Caenis tillyardi* nom. nov. – Bull. Annls Soc. r. ent. Belg. **78:** 320–327; Bruxelles.

MALZACHER, P. (1984): Die europäischen Arten der Gattung *Caenis* Stephens (Insecta, Ephemeroptera). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **373:** 1–48; Stuttgart.

SOLDAŃ, T. (1986): A revision of the Caenidae with ocellar tubercles in the nymphal stage (Ephermeroptera). – Acta Universitatis Carolinae – Biologica (5–6), **1982–1984:** 289–362; Praha.

SUTER, P. J. (1984): A redescription of the genus *Tasmanocoenis* Lestage (Ephemeroptera: Caenidae) from Australia. – Trans. r. Soc. S. Aust. **108** (1–2): 105–111; Adelaide.

– P. J. (1986): The Ephemeroptera (Mayflies) of South Australia. – Rec. S. Aust. Mus. **19** (17): 339–397; Adelaide.

TILLYARD, R. J. (1936): The trout-food insects of Tasmania. Part II. A monograph of the mayflies of Tasmania. – Pap. Proc. r. Soc. Tasman. **1935:** 23–59; Hobart.

Anschrift des Verfassers:

Dr. PETER MALZACHER, Friedrich-Ebert-Straße 63, D-7140 Ludwigsburg.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 408	14 S.	Stuttgart, 15. 12. 1987

Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae), XVII.

Contributions to the Knowledge of Palearctic Tachinidae (Dipt.), XVII.

Von Benno Herting, Stuttgart

Mit 1 Abbildung

Summary

Five **new species** *(Blondelia augusticornis, Ceranthia impropria, Minthodes transiens, M. simulans, Wagneria micropyga)* and one **new genus** and **species** *(Mitannia insueta)* from eastern Turkey are described. The types are deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart. *Chaetogena repanda* Mesnil is a **new synonym** of *Ch. nigrofasciata* Strobl. Supplementary notes on *Ch. cercosa* Kugler and *Ch. barbara* Mesnil are included. A key to the four species of the *Minthodes pictipennis*-group is given.

Zusammenfassung

Fünf **neue Arten** *(Blondelia angusticornis, Ceranthia impropria, Minthodes transiens, M. simulans, Wagneria micropyga)* und eine **neue Gattung** und **Art** *(Mitannia insueta)* aus dem Osten der Türkei werden beschrieben. Die Typen befinden sich im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. *Chaetogena repanda* Mesnil ist ein Synonym (**n. syn.**) von *Ch. nigrofasciata* Strobl. Anmerkungen zu den Arten *Ch. cercosa* Kugler und *Ch. barbara* Mesnil sind hinzugefügt. Für die vier Arten der *Minthodes pictipennis*-Gruppe wird eine Bestimmungstabelle gegeben.

Chaetogena nigrofasciata Strobl

Der Typus ist ein ♀ aus Niš in Serbien, ich habe ihn schon vor längerer Zeit untersucht und genauer beschrieben (Herting 1973: 2). Zunächst konnte ich kein weiteres Material dieser Art zuordnen, jetzt aber liegen mir eine Anzahl ♂♂ und ♀♀ vor, die W. Schacht im Südosten der Türkei (Prov. Hakkari, Sat Dagi, Varegös, 1700 m) am 4.–8. 8. 1983 und am 29. 6. 1985 gesammelt hat. Das ♀ ist auffallend durch die reduzierte Abdominalbeborstung: An Makrochäten sind nur je ein Paar

mediane Marginalborsten auf den Tergiten II bis IV vorhanden, die Lateromarginalen sind anliegend und undeutlich, das Tergit V ist ganz borstenlos, von niederliegender Behaarung bedeckt, aus welcher nur mediodorsal vor dem hinteren 1/5 zwei lange, dünne Haare senkrecht herausragen. Das ♂ hat dagegen abstehende Lateromarginalen auf II und III, einen Kranz von 8 Marginalen auf IV und zahlreiche Makrochäten in einer aufgerichteten Behaarung auf V. Es liegt hier ein ungewöhnlicher Sexualdimorphismus vor. Die zu *nigrofasciata* gehörenden ♂♂ sind tatsächlich unter einem anderen Artnamen wohlbekannt, sie sind nichts anderes als *Ch. repanda* Mesnil.

Da *Ch. repanda* in Israel mehrfach gefunden worden ist, schrieb ich an Prof. J. Kugler. Er schickte mir einige ♂♂ und ♀♀ zur Ansicht, und es stellte sich heraus, daß er ebenso wie ich aufgrund der Funddaten die Zusammengehörigkeit der Geschlechter erkannt hatte. Die sehr ähnliche, aber im ♂ Genitalapparat eindeutig verschiedene Art *Ch. cercosa* Kugler, welche ebenfalls in Palästina vorkommt, besitzt den Sexualdimorphismus nicht, hier hat das ♀ die gleiche Abdominalbeborstung wie das ♂.

Der Holotypus von *Ch. repanda* Mesnil ist ein ♂ aus Skel in Marokko, er ist angeblich im Pariser Museum verblieben, wurde aber dort auf meine Anfrage nicht gefunden. In der Sammlung Mesnil in Ottawa befinden sich ein Paratypus ♂ aus Rouiba (Algerien) und der sogenannte Allotypus ♀ aus Bou Tazzert bei Mogador (Marokko). Beide wurden mir von Dr. D. M. Wood freundlicherweise zum Vergleich zugesandt. Während das ♂ in den äußeren Merkmalen und in der Form des Cercus den ♂♂ von *Ch. nigrofasciata* entspricht, hat das ♀ eine vollständige Abdominalbeborstung, es ist offenbar falsch assoziiert und ist eine *Ch. cercosa* Kugler. Da Mesnil in der Originalbeschreibung (1939: 171) die Form und Behaarung des Cercus erwähnt, ist anzunehmen, daß der Holotypus konspezifisch mit dem von mir untersuchten Paratypus ist. Der Name *nigrofasciata* Strobl (1902: 488) hat die Priorität, *repanda* Mesnil ist zum Synonym (**n. syn.**) geworden.

Derselbe Sexualdimorphismus in der Beborstung des Abdomens kommt in der Gattung *Chaetogena* noch ein zweites Mal vor, und zwar bei der Art *Ch. barbara* Mesnil (1939: 168). Von der Typenserie, die aus Maknassy in Tunesien stammt, befinden sich 1 ♂ und 1 ♀ in der Sammlung Mesnil, und diese zwei Exemplare erhielt ich von meinem Kollegen D. M. Wood zur Ansicht. Auch hier ist beim ♀ das Tergit V borstenlos, nur von anliegender Behaarung bedeckt, und im übrigen sind nur die medianen Marginalborsten auf III und IV vorhanden. Die Art ist jedoch nicht mit *Ch. nigrofasciata*, sondern mit der weit verbreiteten *Ch. acuminata* Rondani am nächsten verwandt. Das zeigt sich außer im Flügelgeäder und der fast fehlenden Augenbehaarung insbesondere auch in der Genitalmorphologie: Der Cercus des ♂ ist bei *barbara* ebenso wie bei *acuminata* oberseits ausgehöhlt und mit gelblichen Haaren gefüllt. Die übereinstimmende Reduktion der abdominalen Borsten bei den ♀♀ von *nigrofasciata* und *barbara* beruht also offenbar auf Konvergenz. Übrigens sind in der Beschreibung von *Ch. barbara* in Lindner (64g: 607, 612–614) zwei Proportionsangaben zu berichtigen: Das 3. Fühlerglied des ♂ ist 3,7mal (nicht 5mal) so lang wie das zweite, und das Abdominaltergit V ist, mediodorsal gemessen, 1,5mal so lang wie das Tergit IV (nicht so lang wie die Tergite III und IV zusammen). Bei *Ch. nigrofasciata* ist das Tergit V des ♀ nicht auffallend verlängert, es ist ungefähr so lang wie das Tergit IV.

Blondelia angusticornis n. sp.

♀: Stirn 1,15mal so breit wie ein Auge, Stirnstreifen fast parallelrandig, 1/2 so breit wie die Stirn am Scheitel. Ozellen im gleichem Abstand voneinander, die hinteren nicht genähert. Ozellarborsten kräftig, Postozellaren sehr deutlich, die Postverti-

kalen dagegen kurz und haarförmig. Innere Vertikalborsten so lang wie 0,6 der Kopfhöhe, äußere Vertikalen 1/2 so lang wie die inneren. Hinterkopf dicht weiß behaart, mit einer Reihe schwarzer Mikrochäten hinter den Postokularzilien. 7–8 Frontalborsten, die oberste sehr kräftig, als oi nach hinten gebogen. Die unteren 3 oder 4 steigen auf die Wange herab, die unterste steht etwas tiefer als der Ansatzpunkt der Arista. Parafrontalia außer den Borsten nur mit spärlichen Härchen. 2 kräftige proklinierte Orbitalborsten jederseits, darüber eine kürzere, nach hinten und wenig nach außen gebogene Prävertikale. Augen nackt. Gesicht 1,4mal so lang wie die Stirn, bis 1/2 der Breite des 3. Fühlergliedes ausgehöhlt. Wange nackt, von der Fühlerbasis abwärts auf 0,8 ihrer Breite verengt, so breit wie 1/4 der Gesichtshöhe. Fühler so lang wie 0,9 der Gesichtshöhe, ihr 3. Glied 3,8mal so lang wie das zweite und 4,0mal so lang wie maximal breit, in der oberen Hälfte verschmälert und am Vorderrand vom Ansatz der Arista bis zur Mitte deutlich konkav. Arista nackt, auf 2/5 ihrer Länge verdickt, dann auf kurzer Strecke abnehmend. 1. und 2. Aristaglied sehr kurz. Gesichtsleisten über der Mitte etwas konvex, darunter gerade, bis 3/5 ihrer Höhe mit 5–6 Borsten besetzt. Vibrisse auf der Höhe des Mundrandes, so lang wie 0,8 der Gesichtshöhe. Nur 1 Subfacialborste, 3 Peristomalen. Peristom im Profil fast so hoch wie 1/3 des großen Augendurchmessers, im unteren 1/2 bis 2/3 von der okzipitalen Erweiterung bedeckt. Mundrand nicht vorgezogen, Mundöffnung von unten gesehen 1,2mal so lang wie breit. Taster normal, Haustellum viel kürzer als der waagerechte Augendurchmesser.

Mesonotum mit 3+3 acr, 3+3 dc, 1+3 ia. Präalarborste kurz, 1/4 so lang wie die folgende starke Supraalare. 3 Humeralborsten in fast gerader Linie, die innere schwach, eine vierte, schwache Borste vor und einwärts der mittleren. Zweite Posthumerale kurz und haarförmig. Prosternum mit mehreren Börstchen jederseits, Propleuren nackt. 3 Sternopleuralborsten, die Pteropleurale vorhanden, ziemlich kurz. Scutellum mit gleich großen Basalen und Lateralen, längeren Subapikalen und kurzen, haarförmigen, an der Spitze gekreuzten Apikalen. Der Abstand der Subapikalen voneinander ist 0,8mal so groß wie ihre Entfernung von den Basalen. Auf der Fläche des Scutellums befinden sich 2 schwache, nach hinten gerichtete Diskalborsten und mehrere aufgerichtete Börstchen.

Flügel: Costa unterseits nicht über das Ende von sc hinaus behaart. Randdorn 1,2mal so lang wie r-m. 3. Costalabschnitt 3,0mal so lang wie der zweite und 2,0mal so lang wie der vierte. Querader r-m proximal vom Ende von r_1. Basis von r_{4+5} oberseits mit 4, unterseits mit 1–2 Härchen. Zelle R_5 nahe der Flügelspitze geschlossen bis sehr kurz gestielt, Spitzenquerader ganz gerade. m-Beugung stumpfwinklig, von der nächsten Stelle des Flügelrandes 0,8mal so weit entfernt wie die Länge der Spitzenquerader beträgt. m-cu von r-m 1,4mal so weit entfernt wie von der m-Beugung. Letzter Abschnitt von cu_1 1,6mal so lang wie m-cu.

Vordertibia mit einer Reihe kurzer ad, 0 pd und 2 hinteren Borsten, der ad Endsporn ist länger als der dorsale. Letztes Vordertarsenglied des ♀ 1,7mal so lang wie breit. Mitteltibia mit 4 ad (die oberste und unterste kurz, die dritte am längsten), 0 pd, 2 hinteren und 1 ventralen Borste. Hintertibia mit 2–3 starken und mehreren schwächeren ad, 2–3 pd, 0 pv und 3 schwachen av Borsten, der pv Endsporn fehlt, der pd Endsporn ist so lang wie der dorsale und der anterodorsale. Hinterer Trochanter mit einer sehr langen, isolierten Borste.

Abdominaltergit II dorsomedian bis zum Hinterrand ausgehöhlt. Je 4 Marginalborsten (2 dorsal, 2 lateral) auf den Tergiten II und III, ein Kranz von 8 Marginalen

auf IV. 2 dorsale Diskalen auf III, 2 dorsale und 2 laterale auf IV, zahlreiche ungleiche Borsten auf V. Grundbehaarung auf den Tergiten II–IV anliegend, auf V aufgerichtet. Die Segmente III, IV und V sind dorsal annähernd gleich lang. Das ♀ hat wie alle *Blondelia* einen „Sägebauch": Die zusammenstoßenden ventralen Ränder der Tergite III und IV sind erhoben und mit einer Reihe Dornen besetzt. Diese Dornen sind auf III 2–3mal so lang wie auf IV, es stehen auch 3–4 kurze Dornen im basalen Teil des ventralen Randes von Tergit V (vor den nachfolgenden langen Borsten).

Körperfarbe schwarz mit grauweißer Bereifung. Fühler schwarz, Stirnstreifen schwarzbraun, nackter Teil des Peristoms unter der Bereifung rotbraun, Taster gelb. Mesonotum vor der Naht mit 4 schwarzen Längsstreifen, von denen die mittleren nur 1/5 so breit sind wie der bereifte Zwischenraum. Scutellum schwarz mit grauer Bereifung, Beine schwarz. Abdomen ganz schwarz mit weißgrauer Bereifung, welche dorsal das vordere 2/5, an den Seiten bis 1/2 der Tergite III, IV und V bedeckt, ausgenommen eine sehr schmale schwarze Medianlinie, die auf V undeutlich ist. Flügel hyalin, Adern dunkelbraun, an der Basis nicht heller, Epaulette, Basicosta und Halteren schwarzbraun, Calyptrae grauweiß mit gelblichem Rand.

Körperlänge 7,5 mm.

Typus (♀) aus dem Südosten der Türkei, Prov. Hakkari, Sat Dagi, Varegös, 1700 m, gefangen am 4.–8. 8. 1983 von W. Schacht. Das ♂ ist unbekannt.

B. angusticornis n. sp. ist *B. inclusa* Hartig ähnlich durch die gelben Taster und die geschlossene Zelle R_5, sie unterscheidet sich aber sofort durch das lange Gesicht und die kurze Stirn, das lange und schmale 3. Fühlerglied und das Vorhandensein von 3 Endspornen (ad, d, pd) auf der Dorsalseite der Hintertibia.

Ceranthia impropria n. sp.

♀: Stirn 1,35mal so breit wie ein Auge, Stirnstreifen fast parallelrandig, etwas mehr als 1/2 so breit wie die Stirn am Scheitel. Ozellen in gleichem Abstand voneinander, die hinteren nicht genähert. Ozellarborsten kräftig, 2 Postozellaren vorhanden, nicht länger als die Postvertikalen. Innere Vertikalborsten so lang wie 0,55 der Kopfhöhe, äußere Vertikalen 0,6mal so lang wie die inneren. Hinterkopf spärlich weiß behaart, im oberen 1/3 fast nackt, mit nur wenigen, zerstreuten schwarzen Mikrochäten hinter den Postokularzilien. 6 Frontalborsten, von denen 2 auf die Wange herabsteigen, die unterste steht sehr wenig höher als das Ende des 2. Fühlergliedes. Parafrontalia außer den Borsten nackt (auf einer Seite ein Härchen). 2 proklinierte Orbitalborsten jederseits, die obere von ihnen schwächer und sehr nahe darüber eine ebenso lange, nach hinten und wenig nach außen gebogene Prävertikale. Augen nackt. Gesicht 1,25mal so lang wie die Stirn, wenig ausgehöhlt (beim Typus ist der obere Teil mit Fühlerbasis und Lunula durch Schrumpfung etwas in den Ptilinalraum eingesenkt). Wange nackt, von der Fühlerbasis abwärts auf 0,5 ihrer Breite verengt, im Minimum 3–4mal so breit wie der verdickte Teil der Arista (im Profil schmaler). Fühler so lang wie 0,85 der Gesichtshöhe, ihr 3. Glied 3,5mal so lang wie das zweite und 3,5mal so lang wie breit, am Vorderrand in der Mitte etwas konkav. Arista nackt, etwas kürzer als das 3. Fühlerglied, auf 3/4 ihrer Länge verdickt, dann abnehmend. 1. Aristaglied kurz, das zweite 3mal so lang wie dick. Gesichtsleisten nackt, nur dicht über der Vibrisse mit 1–2 Börstchen. Vibrisse auf der Höhe des Mundrandes, so lang wie 0,65 der Gesichtshöhe. Eine Subfacialborste, 2 Peristo-

malen, davon die hintere schwächer. Peristom im Profil so hoch wie 1/6 des großen Augendurchmessers, vorn nackt, nur im hinteren 3/5 von der dreieckigen, nur spärlich behaarten okzipitalen Erweiterung bedeckt. Mundrand bis zur halben Breite des 3. Fühlerglieds vorgezogen, Länge des Kopfes von dort nach hinten gemessen gleich 0,55 der Kopfhöhe. Taster dünn und ziemlich kurz, so lang wie 2/3 der Vibrisse. Haustellum mit Labellen so lang wie der waagerechte Augendurchmesser.

Mesonotum mit 3+4 acr, 3+4 dc, 1+3 ia. Präalarborste kurz, kaum 1/3 so lang wie die folgende starke Supraalare. 2 Humeralborsten, die 3. (innere) ist kaum von der Grundbehaarung differenziert. Prosternum nur mit einem Börstchen jederseits, Propleuren nackt. 3 Sternopleuralborsten in einem gleichseitigen Dreieck stehend, die untere so lang wie die vordere. Pteropleurale vorhanden, kurz. Scutellum mit gleich großen Basalen und Lateralen, längeren Subapikalen und schwachen, kurzen, gekreuzten Apikalen. Der Abstand der Subapikalen voneinander ist gleich ihrer Entfernung von den Basalen. 2 schwache Diskalborsten sind vorhanden und nach hinten gerichtet.

Flügel: Costa unterseits kaum über das Ende von sc hinaus behaart (2 Härchen stehen jenseits). Randdorn fast so lang wie r-m. 3. Costalabschnitt 6mal so lang wie der zweite und 2,2mal so lang wie der vierte. Querader r-m proximal vom Ende von r_1. Basis von r_{4+5} oberseits mit 4 Börstchen, die nur 2/5 der Strecke bis r-m erreichen. Zelle R_5 fast an der Flügelspitze schmal geöffnet. m-Beugung gerundet, von der nächsten Stelle des Flügelrandes 0,5mal so weit entfernt wie von m-cu, diese Querader von r-m 0,8mal so weit entfernt wie von der m-Beugung. Letzter Abschnitt von cu_1 1,4mal so lang wie m-cu. Analader bis zum Flügelrand verlaufend.

Vordertibia mit 3 kurzen ad, 4 pd und 2 hinteren Borsten, der ad Endsporn fehlt völlig. Letztes Vordertarsenglied des ♀ 1,7mal so lang wie breit. Mitteltibia mit 1 kräftigen, isolierten, kaum über dem unteren 1/3 stehenden ad, 4 pd, 2 hinteren und 1 ventralen Borste. Hintertibia mit 2 starken und 3 schwächeren ad, 3–4 pd, 0 pv und 3 schwachen av Borsten, der pv Endsporn fehlt, der pd Endsporn ist fast so lang und stark wie der dorsale und der anterodorsale.

Abdominaltergit II dorsomedian ungefähr bis zur Hälfte ausgehöhlt. Keine Marginalborsten auf dem Tergit II, 2 dorsale und 2 laterale auf III, ein Kranz von 8 Marginalen auf IV. Diskalborsten fehlen. Grundbehaarung auf den Tergiten II–V anliegend. Das Segment III ist etwas länger als IV, und dieses etwas länger als V.

Körper vorherrschend schwarz, bedeckt mit grauweißer Bereifung. Fühler schwarzbraun, Basis des 3. Gliedes innen rotgelb. Stirnstreifen rotgelb, ebenso der nackte Teil des Peristoms unter der Bereifung. Taster gelb. Mesonotum dicht bereift, dunkle Längsstreifen kaum erkennbar. Scutellum ebenso bereift, an der Spitze rotgelb. Beine schwarzbraun, Trochanteren gelbbraun. Abdomen ganz schwarz, dorsal mit weißgrauer Bereifung ohne dunkle Hinterrandbinden, aber mit einer schmalen, dunklen Medianlinie (zumindest auf den Tergiten II bis IV). Ventralseite fast unbereift. Flügel hyalin, Adern braun, an der Basis heller. Epaulette schwarzbraun, Basicosta rotgelb, Calyptrae weißlich.

Körperlänge 3,5 mm.

Typus (♀) aus dem Südosten der Türkei, Prov. Hakkari, Sat Dagi, Varegös, 1700 m, gefangen am 4.–8. 8. 1983 von W. Schacht. Das ♂ ist unbekannt.

Die Art gehört wegen ihrer dünnen und kurzen Taster zum Subgenus *Ceranthia* s. str., sie ist aber von den anderen Spezies leicht zu unterscheiden durch die schlanken Fühler, die kurze, fast bis zum Ende verdickte Arista, breitere Wangen

(Parafacialia), das fast gänzliche Fehlen schwarzer Mikrochäten hinter den Postokularzilien, und durch die wenigen Börstchen an der Basis der Flügelader r_{4+5}, die weniger als 1/2 des Abschnitts bis zur Querader r-m bedecken.

Minthodes transiens n. sp.

Stirn beim ♂ 0,60- bis 0,72mal, beim ♀ 0,90- bis 0,95mal so breit wie ein Auge, Stirnstreifen beim ♂ etwas schmaler, beim ♀ viel schmaler als ein Parafrontale. Hintere Ozellen einander etwas genähert. Ozellarborsten kräftig, Postozellaren kurz und schwach, gleich den Postvertikalen. Innere Vertikalborsten so lang wie 0,5 der Kopfhöhe, die äußeren beim ♂ so lang wie 2/5, beim ♀ wie 1/2 bis 3/5 der inneren. Hinterkopf mit 2–3 Reihen schwarzer Mikrochäten hinter den Postokularzilien, sonst hell behaart. 5–6 Frontalborsten, von der nach hinten und außen gebogenen Prävertikalborste durch eine Lücke getrennt, die unterste steht neben dem unteren Rand des 1. Fühlergliedes. Parafrontalia außer den Borsten mit 1–2 unregelmäßigen Reihen von sehr kurzen und spärlichen Haaren. Beim ♀ sind 2 kräftige proklinierte Orbitalborsten jederseits vorhanden, beim ♂ fehlen sie. Augen nackt, Facetten oben und unten nicht auffallend in der Größe verschieden (♂♀). Gesicht beim ♂ 1,2- bis 1,4mal, beim ♀ 1,05mal so lang wie die Stirn, an der breitesten Stelle 1,4- bis 1,5mal so breit wie der Zwischenraum zwischen den Vibrissen. Wange nackt, von der Fühlerbasis abwärts auf 0,6 bis 0,7 ihrer Breite verengt, beim ♂ so breit wie 1/7, beim ♀ wie 1/5 der Gesichtshöhe. Fühler so lang wie 0,85 (♀) bis 0,9 (♂) der Gesichtshöhe, ihr 3. Glied beim ♂ 2,3- bis 2,4mal, beim ♀ 1,7- bis 1,9mal so lang wie das zweite, und 3,5mal so lang wie maximal breit, am Ende vorn beim ♂ eckig, beim ♀ gerundet. Arista nackt, auf 1/4 bis 1/3 ihrer Länge abnehmend verdickt. 1. Aristaglied sehr kurz, das zweite 1,0- bis 1,5mal so lang wie dick. Gesichtsleisten nur im unteren 1/4 mit kleinen Börstchen besetzt. Vibrisse auf der Höhe des Mundrandes, kräftig. Peristom im Profil fast so hoch wie 1/4 des großen Augendurchmessers, im unteren 3/4 von der okzipitalen Erweiterung bedeckt. Mundrand kaum vorgezogen, Mundöffnung von unten gesehen 1,4mal so lang wie breit, vorn etwas breiter als hinten. Taster dünn, so lang wie das Haustellum, dieses 0,7mal so lang wie der waagerechte Augendurchmesser.

Mesonotum mit 1(2)+0(1) acr, 3+3 dc, 0+2 ia, die vordere näher zur hinteren als zur Quernaht. Präalarborste sehr kurz und schwach. Nur 2 Humeralborsten, nur 1 Posthumerale. Prosternum und Propleuren nackt. Nur 2 Sternopleuralborsten, die Pteropleurale ist vorhanden. Scutellum mit 3 Borstenpaaren, die Basalen und Apikalen sind gleich groß, die Subapikalen sind länger, die Apikalen sind gekreuzt. Der Abstand der Subapikalen voneinander ist 2,0- bis 2,5mal so groß wie ihre Entfernung von den Basalen. Die Fläche des Scutellums ist liegend behaart, ohne deutliche Diskalborsten.

Flügel: Costa unterseits nicht über das Ende von sc hinaus behaart. Randdorn so lang wie r-m oder etwas kürzer. 3. Costalabschnitt 3,2- bis 3,9mal so lang wie der zweite und 2,3- bis 2,6mal so lang wie der vierte. Querader r-m sehr wenig proximal vom Ende von r_1. Basis von r_{4+5} oberseits mit 5–8, unterseits mit 2–5 Härchen, diese bedecken oberseits 1/2 bis 3/4 der Strecke bis r-m. Zelle R_5 mit einem Stiel, der so lang ist wie 0,12–0,22 der Länge der meist etwas S-förmig gebogenen Spitzenquerader. m-Beugung rechtwinklig oder etwas stumpf, ihre Entfernung von der nächsten Stelle des Flügelrandes beträgt 0,40–0,55 der Länge der Spitzenquerader. m-cu

von r-m 2,2- bis 2,8mal so weit entfernt wie von der m-Beugung. Letzter Abschnitt von cu_1 0,6- bis 0,9mal so lang wie m-cu.

Vordertibia mit 0 (♂) oder 2 (♀) kleinen ad und 1 hinteren Borste, der ad Endsporn ist gleich dem dorsalen oder etwas schwächer. Vorderkrallen des ♂ 1,25mal so lang wie das letzte Tarsenglied. Letztes Vordertarsenglied des ♀ 2,6- bis 2,8mal so lang wie das vorletzte Glied. Mitteltibia mit 1 starken ad und einer kurzen darüber, 2 hinteren und 1 ventralen Borste. Hintertibia mit 2 starken und 2–3 kleinen ad, 2 pd und 2 schwachen av Borsten, der pv Endsporn ist stark, der pd Endsporn fehlt oder ist sehr kurz.

Abdomen seitlich komprimiert. Tergit I+II dorsomedian bis zur Hälfte ausgehöhlt. Je 4 Marginalborsten (2 dorsal, 2 lateral) auf den Tergiten II und III, auf II jedoch schwächer und beim ♀ manchmal undeutlich, auf III können jederseits 2 laterale vorhanden sein. Ein Kranz von 6–8 Marginalen auf IV. Je 2 dorsale Diskalen auf III und IV, auf IV ist manchmal auch 1 laterale vorhanden. 2 Borstenkränze (diskal und marginal) auf V. Grundbehaarung anliegend, beim ♂ auf V teilweise aufgerichtet, an den ventralen Rändern der Tergite beim ♂ dicht, sehr lang und abstehend (auf II so lang wie die Hinterhüfte, auf IV kürzer). Die Segmente III und IV sind dorsal gleich lang, II ist nur wenig kürzer, V ist 0,6mal so lang wie IV.

Körperfarbe überwiegend schwarz, das Abdomen mit rotgelben Seitenflecken. 1. und 2. Fühlerglied und ein Fleck innen an der Basis des 3. beim ♀ rotgelb, beim ♂ teilweise verdunkelt. Stirnstreifen dunkelbraun. Parafrontalia beim ♂ ganz weißlich bereift wie die Wangen, beim ♀ nur am Augenrand weißlich, sonst schwächer bräunlich bereift. Taster gelb. Mesonotum mit grauweißer Bereifung und 2 breiten, dunklen (schwach braun bereiften) Längsstreifen, die vorn den Raum zwischen den dc und der inneren Humeralborste einnehmen und nach hinten schmaler werden. Der hell bereifte mittlere Zwischenraum ist median durch eine feine schwarze Längslinie geteilt, die vorn ± undeutlich ist. Scutellum an der Spitze rotgelb, beim ♀ ausgedehnter als beim ♂. Beine schwarz, die Spitze der Femora vor allem auf der Unterseite rotgelb. Abdomen mit rotgelben Seitenflecken, die beim ♀ ausgedehnter sind als beim ♂. Tergite III und IV mit dorsal sehr schmalen, silberweiß bereiften Vorderrandbinden, die sich zum ventralen Rand hin sehr verbreitern. Flügel schwach bräunlich, um das apikale 1/3 von r_1 und r_{2+3} dunkler. Epaulette und Basicosta rotgelb, Halteren dunkelbraun. Calyptrae weißlich mit einer auffallenden Bräunung am äußeren Rand.

Körperlänge 7–8 mm.

Typus (♂) und 28 weitere Exemplare (♂♂ ♀♀) aus dem Südosten der Türkei, Prov. Hakkari, Sat Dagi, Varegös, 1700 m, gefangen am 4.–8. 8. 1983 von W. SCHACHT.

M. transiens n. sp. ist in Habitus und Färbung sehr ähnlich *M. pictipennis* Brauer & Bergenstamm, welche zusammen mit ihr im gleichen Gebiet vorkommt. Das gilt vor allem für das ♀, während das ♂ sich durch die breite Stirn und die langen Fühler auffallend unterscheidet. Die Art stellt in diesen Merkmalen einen Übergang zum Genus *Pseudomintho* dar. Am gleichen Platz wurden von W. SCHACHT noch zwei weitere *Minthodes*-Arten gefangen: *M. latifacies* Herting (1983: 5) und die anschließend beschriebene *M. simulans* n. sp. Die vier Arten sind nach der Tabelle auf S. 9 f. zu unterscheiden.

Minthodes simulans n. sp.

Stirn des ♂ vor dem Ozellendreieck sehr verengt, ein Parafrontale im Minimum nicht breiter als der verdickte Teil der Arista, Stirnstreifen ebendort gleich null. Stirn des ♀ am Scheitel 0,90- bis 0,95mal so breit wie ein Auge, Stirnstreifen schmal, ungefähr so breit wie 1/8 der Stirnlänge. Hintere Ozellen einander etwas genähert. Ozellarborsten kräftig, Postozellaren kurz und schwach, gleich den Postvertikalen. Innere Vertikalborsten beim ♂ so lang wie 1/3, beim ♀ wie 1/2 der Kopfhöhe, die äußeren beim ♂ fehlend, beim ♀ beinahe 1/2 so lang wie die inneren. Hinterkopf mit 2–3 Reihen schwarzer Mikrochäten hinter den Postokularzilien, sonst hell behaart. 8–10 Frontalborsten beim ♂, 6–8 beim ♀, die unterste steht neben dem unteren Rand des 1. Fühlergliedes oder etwas tiefer. Parafrontalia außer den Borsten mit 1–2 unregelmäßigen Reihen von sehr kurzen und spärlichen Haaren. Beim ♀ sind 2 kräftige proklinierte Orbitalborsten und eine nur wenig kürzere, nach hinten und außen gebogene Prävertikale jederseits vorhanden, beim ♂ fehlen diese Borsten. Augen nackt, Facetten beim ♂ oben und unten auffallend in der Größe verschieden (2:1). Gesicht beim ♂ nur 0,65mal, beim ♀ 0,70- bis 0,75mal so lang wie die Stirn, an der breitesten Stelle 1,4- bis 1,5mal so breit wie der Zwischenraum zwischen den Vibrissen. Wange nackt, von der Fühlerbasis abwärts auf 0,6 bis 0,7 ihrer Breite verengt, beim ♂ so breit wie das 3. Fühlerglied, beim ♀ 1,5mal so breit. Fühler so lang wie 0,70 bis 0,75 der Gesichtshöhe, ihr 3. Glied bei ♂ und ♀ 1,50- bis 1,65mal so lang wie das zweite und 2,0- bis 2,4mal so lang wie maximal breit, am Ende gerundet. Arista nackt, nur auf 1/5 oder kaum darüber hinaus verdickt. 1. Aristaglied kaum sichtbar, das zweite kürzer als dick. Gesichtsleisten nur im unteren 1/3 (♂) oder 1/4 (♀) mit kleinen Börstchen besetzt. Vibrisse kaum über der Höhe des Mundrandes, kräftig. Peristom im Profil so hoch wie 1/5 (♂) oder 1/4 (♀) des großen Augendurchmessers, im unteren 4/5 von der okzipitalen Erweiterung bedeckt. Mundrand kaum vorgezogen, Mundöffnung von unten gesehen 1,6- bis 1,7mal so lang wie breit, vorn und hinten etwa gleich breit. Taster dünn, so lang wie das Haustellum, dieses 0,7mal so lang wie der waagerechte Augendurchmesser.

Mesonotum mit 1(2)+0(1) acr, 3+3 dc, 0+2 ia, die vordere näher zur hinteren als zur Quernaht. Präalarborste sehr kurz und schwach. Nur 2 Humeralborsten, nur 1 Posthumerale. Prosternum und Propleuren nackt. Nur 2 Sternopleuralborsten, die Pteropleurale ist vorhanden. Scutellum mit 3 Borstenpaaren, die Basalen und Apikalen sind gleich groß, die Subapikalen sind länger, die Apikalen sind gekreuzt. Der Abstand der Subapikalen voneinander ist 2,5- bis 2,7mal so groß wie ihre Entfernung von den Basalen. Die Fläche des Scutellums ist liegend behaart, ohne deutliche Diskalborsten.

Flügel: Costa unterseits nicht über das Ende von sc hinaus behaart. Randdorn kürzer als r-m. 3. Costalabschnitt 3,0- bis 3,8mal so lang wie der zweite und 2,3- bis 2,6mal so lang wie der vierte. Querader r-m etwas proximal vom Ende von r_1. Basis von r_{4+5} oberseits mit 5–10, unterseits mit 1–5 Härchen, diese bedecken oberseits 2/5 bis 3/4 der Strecke bis r-m. Zelle R_5 mit einem Stiel, der so lang ist wie 0,08–0,15 der Länge der geraden oder schwach konvexen Spitzenquerader. m-Beugung etwas stumpf, ihre Entfernung von der nächsten Stelle des Flügelrandes beträgt 0,4–0,5 der Länge der Spitzenquerader. m-cu von r-m 2,0- bis 2,8mal so weit entfernt wie von der m-Beugung. Letzter Abschnitt von cu_1 0,60- bis 0,75mal so lang wie m-cu.

Vordertibia mit 0 (♂) oder 2 (♀) kleinen ad und 1 hinteren Borste, der ad Endsporn ist gleich dem dorsalen oder etwas schwächer. Vorderkrallen des ♂ so lang

wie die beiden letzten Tarsenglieder zusammen. Letztes Vordertarsenglied des ♀ 2,3- bis 2,4mal so lang wie das vorletzte Glied. Mitteltibia mit 1 starken ad und einer kurzen darüber, 2 hinteren und 1 ventralen Borste. Hintertibia mit 2–3 starken und 2–3 kleinen ad, 2 pd und 2 schwachen av Borsten, der pv Endsporn ist stark, der pd Endsporn fehlt oder ist sehr kurz.

Abdomen seitlich komprimiert. Tergit I+II dorsomedian bis zur Hälfte ausgehöhlt. Je 4 Marginalborsten (2 dorsal, 2 lateral) auf den Tergiten II und III, die dorsalen auf II jedoch schwächer, auf III können jederseits 2 laterale vorhanden sein. Ein Kranz von 6–8 Marginalen auf IV. Je 2 dorsale Diskalen auf III und IV, Laterodiskalen sind variabel und fehlen oft. 2 Borstenkränze (diskal und marginal) auf V. Grundbehaarung anliegend, beim ♂ auf V teilweise aufgerichtet, an den ventralen Rändern der Tergite beim ♂ dicht, sehr lang und abstehend (auf II so lang wie die Hinterhüfte, auf IV kürzer). Die Segmente III und IV sind dorsal gleich lang, II ist nur wenig kürzer, V ist 0,7mal so lang wie IV.

Körperfarbe überwiegend schwarz, das Abdomen mit rotgelben Seitenflecken, die oft die Dorsalseite nicht erreichen und manchmal undeutlich sind. Fühler schwarzbraun, der apikale Teil des 2. Gliedes und ein Fleck an der Basis der Innenseite des 3. Gliedes mehr oder weniger rotgelb. Stirnstreifen dunkelbraun bis rotbraun. Parafrontalia beim ♂ ganz weißlich bereift wie die Wangen, beim ♀ nur außen weißlich, sonst gelbbraun bereift. Taster gelbbraun. Mesonotum mit grauweißer Bereifung und 2 breiten, dunklen (schwach braun bereiften) Längsstreifen, die nach hinten schmaler werden. Der hell bereifte mittlere Zwischenraum ist beim ♂ nur wenig breiter als das Gebiet der acr, beim ♀ reicht er seitlich beinahe bis zu den dc. Er ist median durch eine feine schwarze Längslinie geteilt, die vorn ± undeutlich ist. Scutellum beim ♂ ganz schwarz, beim ♀ im apikalen Teil rotgelb. Beine schwarz, die äußerste Spitze der Femora ein wenig rotgelb. Abdominaltergite III und IV mit dorsal sehr schmalen, silberweiß bereiften Vorderrandbinden, die ventral viel breiter werden. Flügel bräunlich getrübt, vor allem um das apikale 1/3 von r_{2+3}. Epaulette und Basicosta rotgelb, Halteren dunkelbraun. Calyptrae weißlich, am äußeren Rand nur schwach ockergelb verfärbt.

Körperlänge 6–8 mm.

Typus (♂) und 15 weitere Exemplare (♂♂ ♀♀) aus dem Südosten der Türkei, Prov. Hakkari, Sat Dagi, Varegös, 1700 m, gefangen am 4.–8. 8. 1983 von W. Schacht. Bei der Rücksendung von Doubletten habe ich diese Art *M. brevicornis* n. sp. (i. litt.) genannt.

Die Arten der *Minthodes pictipennis*-Gruppe sind nach folgender Tabelle zu unterscheiden:

1 Gesicht an der breitesten Stelle nur 1,4- bis 1,5mal so breit wie der Zwischenraum zwischen den Vibrissen. Stiel der Zelle R_5 nicht länger als 1/4 der Länge der Spitzenquerader. Pteropleuralborste vorhanden. Abdomen mit je einer schmalen, bereiften Vorderrandbinde auf den Tergiten III und IV, diese Binden verbreitern sich an den ventralen Seiten, ohne sich vom Vorderrand des Tergits zu lösen. Tergit II ohne Bereifung, auch nicht ventrolateral 2

— Gesicht über und auswärts der Vibrissen 2mal so breit wie der Zwischenraum zwischen den Vibrissen. Stiel von R_5 so lang wie 3/5–2/3 der Spitzenquerader. Pteropleuralborste fehlend oder undeutlich. Abdominaltergit IV ohne bereifte Querbinde (nur mit einer bereiften dorsomedianen Längslinie), das Tergit III mit einer bereiften Binde, die dorsal schmal ist, ventrolateral viel breiter wird, sich dort vom Vorderrand entfernt und schräg zur hinteren Ecke zieht. Eine ebenso verlaufende Bereifung findet sich ventrolateral auf dem Tergit II . . . . . ***latifacies*** Herting

2 Gesicht kürzer als die Stirn (bis 0,9mal so lang). 3. Fühlerglied nicht mehr als 3mal so lang wie maximal breit. Stirn des ♂ sehr verengt, vor dem Ozellendreieck schmaler als das 3. Fühlerglied. Facetten beim ♂ in der oberen Hälfte des Auges viel größer als unten . . 3

— Gesicht beim ♂ 1,2- bis 1,4mal, beim ♀ 1,05mal so lang wie die Stirn. 3. Fühlerglied 3,5mal so lang wie maximal breit. ♂: Stirn an der schmalsten Stelle so breit wie 0,60 bis 0.72 eines Auges. Facetten des Auges oben und unten nicht auffallend verschieden . . . . . ***transiens* n. sp.**

3 Calyptra am Außenrand auffallend dunkelbraun gesäumt. Gesicht (♂♀) 0,85mal so lang wie die Stirn. 3. Fühlerglied 2,7- bis 3,0mal so lang wie breit. ♂: Vorderkrallen deutlich kürzer (3/4) als die beiden letzten Tarsenglieder zusammen . . . . . ***pictipennis*** Brauer & Bergenstamm

— Calyptra am Außenrand nur etwas ockergelb verfärbt. Gesicht beim ♂ so lang wie 0,65, beim ♀ wie 0,70–0,75 der Länge der Stirn. 3. Fühlerglied 2,0- bis 2,4mal so lang wie breit. ♂: Vorderkrallen so lang wie die beiden letzten Tarsenglieder zusammen . ***simulans* n. sp.**

Mitannia insueta n. gen., n. sp.

♀: Stirn am Scheitel etwa so breit wie ein Auge (beim Typus durch Schrumpfung ein wenig schmaler), Stirnstreifen viel schmaler als ein Parafrontale. Hintere Ozellen einander sehr genähert. Ozellarborsten kurz und fein, so lang wie die halbe Stirnbreite. Postozellaren fehlen, Postvertikalen vorhanden, wenig schwächer als die Ozellaren. Innere Vertikalborsten fast parallel, sehr wenig länger als die halbe Kopfhöhe, die äußeren vor der ersten Postokularzilie stehend, so lang wie 2/5 der inneren. Hinterkopf mit 1–2 Reihen zerstreuter schwarzer Mikrochäten hinter den Postokularzilien, sonst hell behaart. 8 Frontalborsten, die unteren 4 dicht gedrängt, die unterste steht auf der Höhe der Lunula. 2 kräftige proklinierte Orbitalborsten und eine deutlich kürzere, nach hinten und außen gebogene Prävertikale jederseits, dazwischen noch 1–2 stärkere Mikrochäten, im übrigen sind die Parafrontalia völlig nackt. Augen nackt. Gesicht in der senkrechten Richtung konkav, 0,6mal so lang wie die Stirn, in der waagerechten ein wenig konvex, ohne auffallenden Mittelkiel (Abb. 1). Wange von der Fühlerbasis abwärts auf 0,7 ihrer Breite verengt, im Minimum 1,5mal so breit wie das 3. Fühlerglied, nackt bis auf ein einzelnes, abwärts gebogenes Haar nahe dem unteren Augenpol. Fühler so lang wie die Gesichtshöhe, ihr 3. Glied 1,7mal so lang wie das zweite und 2,1mal so lang wie maximal breit, am Ende gerundet und darüber am breitesten, zur Basis hin viel schmaler. Arista nur auf 1/4 oder kaum darüber hinaus verdickt, auf dem größten Teil der Länge behaart, die Haare bis 3mal so lang wie die Dicke des basalen Teils. 1. Aristaglied sehr kurz, das zweite 1,5mal so lang wie dick. Gesichtsleisten nur im unteren 1/10 mit 1–2 kleinen Börstchen besetzt. Vibrisse auf der Höhe des vorderen Mundrandes, kräftig, beinahe so lang wie die Gesichtshöhe. 2–3 eng stehende, ziemlich schwache Subfacialborsten, mehrere Peristomalen. Peristom im Profil so hoch wie 1/3 des großen Augendurchmessers, im unteren 2/3 von der ziemlich grob und spärlich behaarten okzipitalen Erweiterung bedeckt. Mundrand nicht weiter vorgezogen als es der allgemeinen Krümmung des Gesichtes entspricht. Untere Länge des Kopfes von dort nach hinten gemessen gleich 0,6 der Kopfhöhe. Taster etwas verdickt, so lang wie der kurze Rüssel, dieser (Haustellum mit Labellen) ein wenig länger als der waagerechte Augendurchmesser.

Mesonotum mit 3+3 (4) acr, 3+3 dc, 0+3 ia (die vordere kurz und schwach). Präalarborste und hintere Supraalare beinahe halb so lang wie die mittlere Supraalare. 4 Humeralborsten, die 3 hinteren nicht ganz in gerader Linie stehend, die vordere

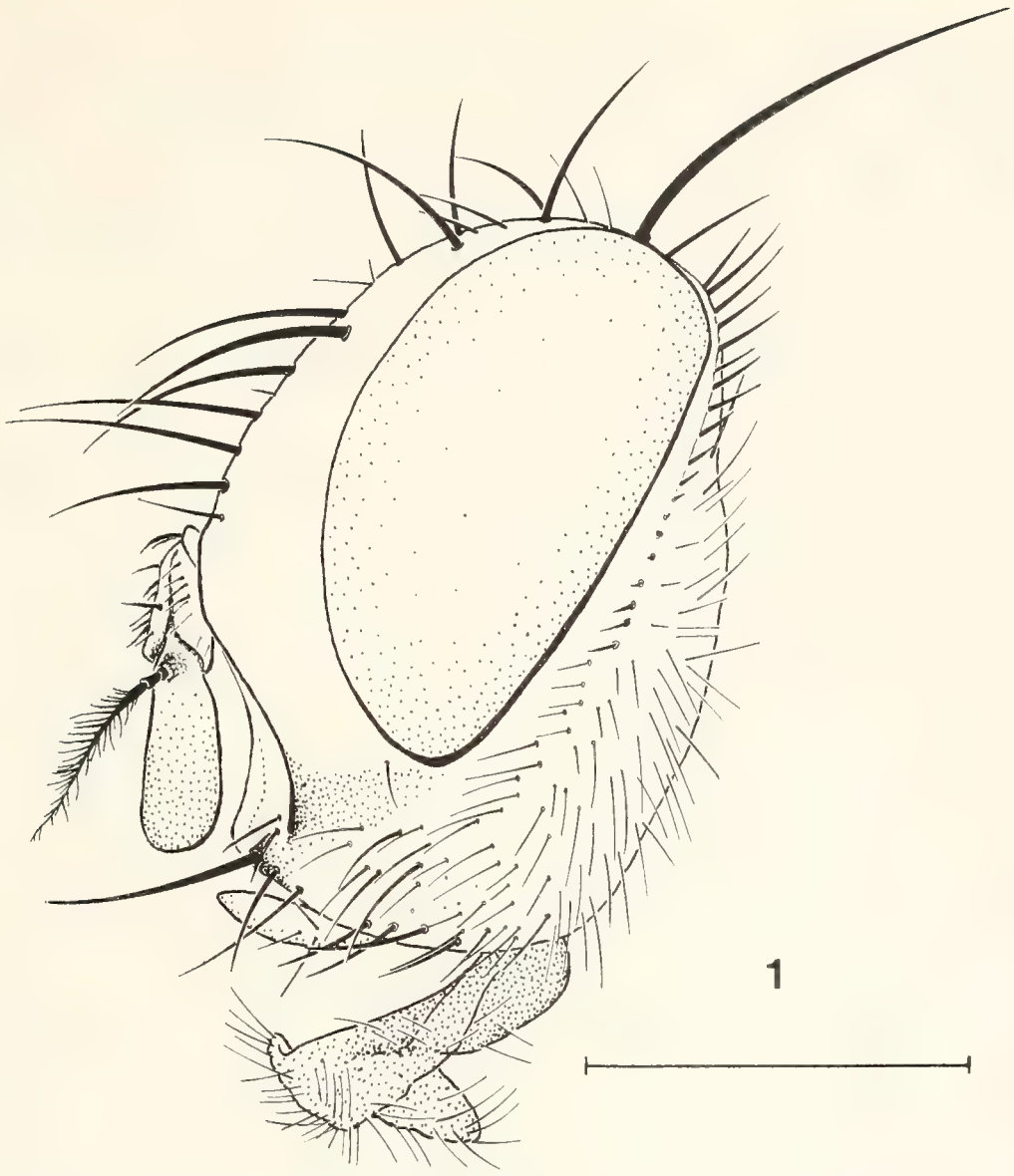


Abb. 1. Kopfprofil von *Mitannia insueta* n. gen., n. sp. (Typus). – Zeichnung von H.-P. Tschorsnig.

vor dem Zwischenraum der beiden inneren. Nur 1 Posthumerale. Prosternum und Propleuren nackt. Nur 2 weit auseinanderstehende Sternopleuralborsten, die Pteropleurale ist vorhanden, aber ziemlich kurz und schwach. Scutellum mit 3 Borstenpaaren, die Basalen und die Apikalen sind gleich groß, die etwas längeren Subapikalen stehen weit lateral, den Basalen etwas näher als den gekreuzten Apikalen. Die Fläche des Scutellums trägt eine spärliche, halb aufgerichtete Behaarung und zwei nach hinten gerichtete Diskalborsten.

Flügel: Costa unterseits nicht über das Ende von sc hinaus behaart. Randdorn fehlend. Die längste Borste am Costigium reicht bis zur Humeralquerader. 3. Costalabschnitt 2,5mal so lang wie der zweite und 1,8mal so lang wie der vierte. Querader r-m mehr proximal als das Ende von r_1. Basis von r_{4+5} oberseits mit 1–3, unterseits mit 1–2 Härchen. Zelle R_5 nahe der Flügelspitze geöffnet. Spitzenquerader deutlich konkav, m-Beugung etwas gerundet, ihre Entfernung von der nächsten Stelle des Flügelrandes beträgt $^3/_8$ der Länge der Spitzenquerader. m-cu deutlich S-förmig gebogen (vor allem die konkave Biegung nahe cu_1 ausgeprägt), von r-m 2,2mal so weit entfernt wie von der m-Beugung. Letzter Abschnitt von cu_1 0,6mal so lang wie m-cu. Analader nicht bis zum Flügelrand.

Vordertibia mit einer Reihe kleiner ad und 2 hinteren Borsten, der ad Endsporn ist gleich dem dorsalen oder etwas schwächer. Vordertarsen etwas verbreitert, das letzte Glied 1,5mal so lang wie breit, das vorletzte fast so lang wie breit. Mitteltibia mit 1 starken ad unter der Mitte und einer halb so langen darüber, 2 hinteren und 1 ventralen Borste. Hintertibia mit 2 starken und 2–3 kleinen ad, 2 pd und 2 kurzen av Borsten, der pv Endsporn ist rudimentär, der pd Endsporn ist halb so lang wie der dorsale.

Abdominaltergit II dorsomedian bis zum Hinterrand ausgehöhlt. Je 4 Marginalborsten (2 dorsal, 2 lateral) auf den Tergiten II und III, die dorsalen auf II sind deutlich kürzer, die lateralen auf allen Segmenten dünner und mehr anliegend. Auf IV ein Kranz von Marginalen, der seitlich von den 4 dorsalen einen größeren Zwischenraum aufweist. Je 2 kurze, dorsale Diskalen auf III und IV, Laterodiskalen fehlen. Tergit V seitlich komprimiert, mit einem Kranz von Marginalborsten und 2 sehr kurzen und schwachen, dorsalen Diskalen davor. Grundbehaarung ziemlich kurz und anliegend (auch auf V), an den ventralen Rändern der Tergite nicht länger und nicht kräftiger. Die Segmente III und IV sind dorsal gleich lang, I+II und V sind kürzer, V ist 0,75mal so lang wie IV. Die Sternite (außer I) sind von den Tergiträndern vollständig verdeckt.

Körperfarbe schwarz mit weißgrauer Bereifung, die auf dem Abdomen drei auffallende, dorsal nicht unterbrochene Binden bildet. Fühler gelbbraun, der größere apikale Teil des 3. Gliedes und die Arista dunkelbraun. Stirnstreifen sehr dunkel rotbraun. Parafrontalia, Wangen, Peristom und Hinterkopf dicht und gleichmäßig weiß bereift, nur bei Betrachtung schräg von unten und hinten zeigt sich der nackte Teil des Peristoms unbereift hellbraun. Taster bräunlichgelb. Mesonotum mit weißgrauer Bereifung und 4 dunklen Längsstreifen, die seitlichen sind vor der Naht verkürzt und breit dreieckig geformt, die mittleren sehr schmal, nur so breit wie 1/6 des bereiften Zwischenraumes. Scutellum ganz schwarz mit heller Bereifung. Beine schwarz, die äußerste Spitze der Femora und die Trochanteren etwas bräunlich. Abdominaltergite III bis V dorsal und ventral mit einer silberweiß bereiften Vorderrandbinde, die fast die halbe Segmentlänge einnimmt und mediodorsal noch etwas erweitert, nicht durch eine dunkle Längslinie unterbrochen ist. Flügel sehr schwach und diffus bräunlich getrübt, mit braunen bis dunkelbraunen Adern. Epaulette und Basicosta schwarz, Halteren hell bräunlichgelb. Calyptrae weißlich, auch am Rand.

Körperlänge 8,5 mm.

Typus (♀) aus dem Südosten der Türkei, Prov. Hakkari, Sat Dagi, Varegös, 1700 m, gefangen am 4.–8. 8. 1983 von W. Schacht. Das ♂ ist unbekannt.

M. insueta n. gen. n. sp. gehört wahrscheinlich zur Tribus Dexiini, doch ist das Kopfprofil (Abb. 1) erheblich verschieden: Das Peristom mißt nur 1/3 des Augendurchmessers, die Fühler erreichen die volle Länge des Gesichtes, und ihr 3. Glied ist zum Ende sehr verbreitert. Aus diesem Grunde wurde die neue Gattung *Mitannia* für sie geschaffen (benannt nach Mitanni, dem Reich der Churriter, die um 1400 v. Chr. das Fundgebiet beherrschten). *M. insueta* ist der Typus der Gattung.

Wagneria micropyga n. sp.

Stirn (♂♀) am Scheitel 1,30- bis 1,35mal so breit wie ein Auge. Stirnstreifen zwischen den vorderen Orbitalborsten beim ♂ etwas schmaler, beim ♀ erheblich schmaler als ein Parafrontale. Ozellarborsten normal, nach vorn und seitwärts

gerichtet. Postozellaren und Postvertikalen vorhanden und relativ lang. Innere Vertikalborsten zur Spitze hin etwas konvergent, so lang wie 0,40–0,45 der Kopfhöhe, die äußeren so lang wie 2/3 der inneren. Hinterkopf oben jederseits mit 2 schwarzen Mikrochäten in größerem Abstand hinter den Postokularzilien, sonst weiß behaart. 6–7 Frontalborsten, von denen die unteren 2 im obersten Teil der Wange stehen. Bei ♂ und ♀ sind 2(–3) proklinierte Orbitalborsten und eine nach hinten und außen gebogene Prävertikale jederseits vorhanden, dazu noch 3–4 Härchen auf dem sonst nackten Parafrontale. Augen nackt. Gesicht 1,3mal so lang wie die Stirn, beim ♀ wenig, beim ♂ stärker ausgehöhlt. Wange nach vorn deutlich konvex gebogen, von der Fühlerbasis abwärts beim ♂ auf 1/3 ihrer Breite verengt, im Minimum 2,5mal so breit wie der verdickte Teil der Arista, beim ♀ etwas breiter. Sie trägt eine regelmäßige Reihe von 6–8 starken Borsten, die von oben nach unten an Länge zunehmen und nicht von Haaren begleitet sind. Fühler so lang wie die Gesichtshöhe, ihr 3. Glied beim ♂ fast 5mal, beim ♀ kaum mehr als 3mal so lang wie das zweite, bei ♂ und ♀ 4mal so lang wie breit, am Vorderrand gerade, am Ende vorn eckig und hinten sehr gerundet. Arista nackt, kürzer als das 3. Fühlerglied, ungefähr bis zur halben Länge verdickt, ihr 1. Glied extrem kurz, auch das zweite kaum so lang wie dick. Gesichtsleisten auch im untersten Teil ohne kleine Börstchen. Vibrisse auf der Höhe des vorderen Mundrandes, kräftig, beim ♂ so lang wie etwas mehr als 1/2, beim ♀ wie 2/3 der Gesichtshöhe. Peristom im Profil so hoch wie 0,3 des großen Augendurchmessers, großenteils nackt, nur im hinteren Teil von der grob und spärlich behaarten okzipitalen Erweiterung bedeckt. Mundrand nicht vorgezogen, untere Länge des Kopfes von dort nach hinten gemesssen weniger als 1/2 so groß wie die Kopfhöhe. Taster beim ♂ ein wenig, beim ♀ stark keulenförmig verdickt, höchstens so lang wie der Rüssel, der kürzer ist als der waagerechte Augendurchmesser.

Mesonotum mit 1(2)+0 acr, 2+3 dc, 0+2 ia. Die vordere postsuturale ia, die Präalare und die hintere Supraalare sind von der sehr spärlichen und groben Grundbehaarung des Mesonotums kaum differenziert. 2 Humeralborsten, eine 3. (innere), in gerader Linie stehende kann schwach erkennbar sein. Nur 1 Posthumerale. Prosternum und Propleuren nackt. Nur 2 weit auseinanderstehende, starke Sternopleuralborsten (eine sehr schwache 3. unter der vorderen kann vorhanden sein), die Pteropleurale ist auf der sonst nackten Fläche als kleine Borste erkennbar. Scutellum an der Spitze abgerundet, auf der Fläche mit aufgerichteten Börstchen. Die gekreuzten Apikalborsten sind so lang wie das Scutellum oder etwas länger, die Subapikalen sind 2mal so lang, die Basalen ein wenig länger als die Apikalen. Abstand der Subapikalen voneinander 2mal so groß wie ihre Entfernung von den Basalen.

Flügel: Randdorn kurz oder undeutlich, Costigialborsten kurz und schwach. 3. Costalabschnitt 5,5mal so lang wie der zweite und 4,0- bis 4,5mal so lang wie der vierte. Querader r-m etwas mehr proximal als das Ende von r_1. Basis von r_{4+5} oberseits mit einer Haarreihe (ca. 7 Härchen) bis r-m, unterseits nur mit 1–4 Härchen. Stiel der Zelle R_5 so lang wie die schwach konkave Spitzenquerader. m-Beugung winklig, kaum gerundet, ihre Entfernung von der nächsten Stelle des Flügelrandes ist etwas größer als die Länge der Spitzenquerader. m-cu gerade oder schwach konkav, von r-m 1,4- bis 1,5mal so weit entfernt wie von der m-Beugung. Letzter Abschnitt von cu_1 1,5- bis 1,6mal so lang wie m-cu.

Vordertibia mit 2(–3) kleinen ad und 1 hinteren Borste, der ad Endsporn ist gleich dem dorsalen. Krallen und Pulvillen bei ♂ und ♀ sehr kurz, die letzten 3 Vordertarsenglieder beim ♀ etwas verbreitert und abgeflacht. Mitteltibia mit 1 starken ad

wenig unter der Mitte und einer kürzeren darüber, 2 pv und 1 ventralen Borste. Hintertibia mit ca. 8 sehr ungleichen ad, 2 pd und 2 av Borsten, der pv Endsporn ist rudimentär, der pd Endsporn viel kürzer und schwächer als der dorsale.

Abdominaltergit I+II dorsomedian nicht bis zur halben Länge ausgehöhlt. Tergite II, III und beim ♂ auch IV ohne dorsale Marginalborsten, nur mit 1–2 lateralen jederseits. 2 dorsale Diskalen auf IV, beim ♀ ebendort auch 2 kürzere, dorsale Marginalen vorhanden. Laterodiskalen fehlen. Tergit V auf der Fläche mit mehreren ungleichen, abstehenden Borsten, von denen die längsten etwa 1/2 so lang sind wie die dorsale Tergitlänge. Grundbehaarung anliegend, auch auf V. Die Segmente sind ungefähr gleich lang, das letzte beim ♂ am Ende seitlich komprimiert, das Hypopyg klein und in der spaltförmigen Öffnung nur wenig sichtbar.

Körperfarbe schwarz. 2. Fühlerglied und der proximale Teil der Innenseite des dritten rotgelb aufgehellt, beim ♀ deutlicher und ausgedehnter als beim ♂. Stirnstreifen dunkel rotbraun, der membranöse Teil des Peristoms braun. Gesicht, Wangen, eine keilförmige Fläche vorn und außen auf den Parafrontalia und die unteren 3/5 des Hinterkopfes weißlich bereift, ausgenommen das untere Ende des Wangensklerits, das vor dem unteren Augenpol einen glänzenden dunklen Fleck bildet. Taster bräunlichgelb. Mesonotum vor der Naht im Bereich der Acrostichalborsten mit einem weißlich bereiften, trapezförmigen Fleck, der seitlich von 2 schmalen dunklen Längslinien begrenzt ist, sonst nur mit sehr schwacher, unauffälliger Bereifung. Beine und Abdomen schwarz, unbereift. Flügel am Vorderrand bis r_{2+3} stark gebräunt, dahinter allmählich heller, mit schwarzbraunen Adern. Epaulette, Basicosta und Halteren schwarzbraun. Calyptrae weißlich.

Körperlänge 4 bis 4,5 mm.

Typus (♂) aus dem Südosten der Türkei, Prov. Hakkari, Habur Deresi-Tal südlich Beytisebap, 1100 m, gefangen am 10. 8. 1983 von W. Schacht. Ein anderes ♂ und 1 ♀ vom gleichen Ort und Datum.

Mesnil (in Lindner, S. 1283–1292) hat *Wagneria* und *Aphelogaster* als Gattungen getrennt. Ich kann ihm darin nicht folgen. *W. micropyga* n. sp. gehört nach den aufgerichteten Börstchen auf der Fläche des Scutellums zu *Wagneria*, nach dem reduzierten Randdorn des Flügels jedoch zu *Aphelogaster*. Durch das lange Gesicht und die langen Fühler erinnert die Art an *W. discreta* Herting und *A. compressa* Mesnil, sie ist aber von beiden sehr deutlich verschieden.

Literatur

Herting, B. (1973): Beiträge zur Kenntnis der europäischen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae), XIII. – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **254:** 1–18; Stuttgart.

– (1983): Neue oder wenig bekannte Tachiniden (Diptera). – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **364:** 1–8; Stuttgart.

Mesnil, L. P. (1939): Quatre nouvelles espèces de *Stomatomyia* B. B. (Dipt. Larvaevoridae). – Revue fr. Ent. **6:** 168–173; Paris.

– (1944–1975): Larvaevorinae (Tachininae). – *In:* E. Lindner (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **64g,** 1435 pp.; Stuttgart.

Strobl, G. (1902): Neue Beiträge zur Dipterenfauna der Balkanhalbinsel. – Glasnik zemalj. Muz. Bosni Herceg. **14:** 461–517; Sarajewo. [in serbischer Sprache]

Anschrift des Verfassers:

Dr. Benno Herting, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 24 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 409	52 S.	Stuttgart, 31. 12. 1987

An illustrated Key to the Genera and Subgenera of the Western Palaearctic Limoniidae (Insecta: Diptera), including a Description of the External Morphology

By Joannes Wilhelmus Dienske, Amsterdam

With 195 figures

Summary

In this paper a key is presented by which the adult Limoniidae (Diptera, Nematocera) of the western Palaearctic region can be identified unto genus-group level (section 3.). Also, the external morphology of adult Limoniidae is dealt with (2.). The taxonomic position of the genus-group taxa, as mentioned in the key, according to the two main classification systems of Alexander and of Savchenko is given in an appendix (5.), as well as a list of the most frequently used synonym names for genus-group taxa (6.).

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wird eine Bestimmungstabelle für die Gattungen und Untergattungen (ohne Unterschied) der westpaläarktischen Limoniidae (Diptera, Nematocera) veröffentlicht (Kapitel 3.). Neben dieser Tabelle, in der nur die Merkmale der Imaginalphase berücksichtigt worden sind, wird eine Beschreibung des äußeren Körperbaus der Imagines gegeben (Kap. 2.). Die in der Bestimmungstabelle erwähnten Taxa wurden im Anhang den zwei vorherrschenden Klassifikationssystemen von Alexander und Savchenko zugeordnet (5.). Eine Liste mit den am häufigsten verwendeten Synonymen der Namen einiger Gattungen oder Untergattungen ist angefügt (6.).

Contents

1. Introduction 2
   1.1. Methods 2
   1.2. Classification 3
   1.3. Area of distribution 3
   1.4. Immature stages 3
   1.5. Preservation of terminalia 3
   1.6. Short bibliography 4
2. Morphology and terminology 4
   2.1. Head 4
      2.1.1. Antenna 4

2.1.2. Eye 4
2.1.3. Mouthparts 4
2.2. Thorax 7
2.2.1. Legs 7
2.2.2. Wing 7
2.3. Abdomen 9
2.3.1. Male terminalia 10
2.3.2. Female terminalia 12
3. Keys 13
3.1. Key to the families of Tipulidae, Limoniidae, and Cylindrotomidae 13
3.2. Key to the genus-group taxa 13
3.2.1. LIMONIINAE, key nos. 8–30 16
3.2.2. PEDICIINAE, key nos. 31–40 22
3.2.3. HEXATOMINAE, key nos. 41–64 24
3.2.4. ERIOPTERINAE, key nos. 65–101 31
4. Conclusion 44
5. Appendix I. Distribution of genus-group taxa into higher categories according to the classification systems of Alexander and of Savchenko 47
6. Appendix II. List of most frequently used synonym names for genus-group taxa 49
7. Addendum 50
8. Acknowledgements 51
9. References 51

1. Introduction

The Limoniidae, one of the main groups of crane-flies, is represented by about 600 species in the western Palaearctic region. Its diversity of forms is reflected by the number of genera, which in this area is at least 35, as may be derived from Edwards (1938) and Alexander & Byers (1981), and may be as large as 58, as indicated by Savchenko (1982, 1983, 1985).

The main purpose of this paper is to present a key by which the adult limoniid crane-flies of the western Palaearctic region can be identified to subgeneric rank (section 3). No such key exists at the moment. Some of the keys available until now cover one subfamily only, e. g. Limoniinae (Geiger, 1984 – in French). The other ones deal with only a part of the region, e. g. Czechoslovakia (Slípka & Starý, 1977 – in Czech), or the Ukraine (Savchenko, 1982 – in Ukrainian; id. 1985, 1986 – in Russian).

Preceding the key, an explanation is given of the external morphology of limoniid crane-flies, as far as needed for their correct identification (section 2).

1.1. Methods

Starting-point for the key of this paper was the key by Slípka & Starý (1977). As these authors deal with Czechoslovakian taxa only, it was necessary to check whether the characters used for separating particular genus-group taxa were still valid for all those species of the region, which belong to these taxa, but do not occur in Czechoslovakia. In addition to this, genus-group taxa not represented in Czechoslovakia had to be inserted. So an inventarisation was made of all genus-group taxa in question, using a vast amount of literature, largely present as separate papers only. Obviously, characters as used by Slípka & Starý (l.c.) were compared with those used by Savchenko & Krivolutskaya (1976), Savchenko (1983), and Alexander & Byers (l.c.), amongst others. As a consequence, the key as presented here has a completely new appearance. Especially the part dealing with the Eriopterinae had to be rear-

ranged. Finally, the key was checked by identifying material preserved in the collection of the Zoological Museum of Amsterdam.

1.2. Classification

In the present paper, Limoniidae are treated as a separate family. In this respect it is in accordance with the views of both SLÍPKA & STARÝ (1977) and SAVCHENKO (1983). It differs, however, with the work of ALEXANDER & BYERS (1981), which treats them as subfamily of Tipulidae s. l. Neither of these opinions, however, is probably correct, as the Limoniidae do not seem to represent a monophyletic group.

HENNIG (1954) already made the suggestion that "the Tipulidae are more closely related to certain Limoniidae as now seems to be the case, that, consequently, the Tipulidae would not be at all the sister group of the Limoniidae". This view seems to be confirmed by a recent study of larval and pupal characters of tipulid, limoniid and cylindrotomid crane-flies all over the world, as available from literature (OOSTERBROEK & THEOWALD, in press). The same study makes it likely that the traditional distribution of the Limoniidae into the four subfamilies Limoniinae, Pediciinae, Hexatominae and Eriopterinae is phylogenetically incorrect. Nevertheless, in this paper the term Limoniidae and those of the four subfamilies are maintained for practical reasons (see also section 4).

The key leads eventually to genus-group names, which correspond to the taxa of both generic and subgeneric level. Whether such a name refers to a genus or a subgenus is not indicated in the key itself. Instead, the taxonomic position of each genus-group taxon according to the classification systems of ALEXANDER and of SAVCHENKO is found in section 5.

1.3. Area of distribution

The western Palaearctic region, as conceived in this paper, includes all of Europe (but not Greenland), and the countries bordering the Mediterranean in N. Africa and in the Near East.

1.4. Immature stages

A key to the genera for larval and pupal stages of Limoniidae is given by BRINDLE (1967). Records about their ecology as well as further references may be found in BRINDLE (l. c.) and MENDL (1978).

1.5. Preservation of terminalia

Of much importance for a correct identification are the male, and in same cases the female, terminalia. These structures can only roughly be studied in a dried condition. For any exact observation, however, especially when the clasping organs of the male individuals are strongly folded inwards, it is preferable to make a preparation. This may be done as follows:

(1) The tip of the abdomen is cut off and placed in a small glass tube.
(2) A small quantity of a 10% solution of KOH in water is added.
(3) The tube is placed in a larger vessel containing some water, which is boiled for a few minutes.
(4) The tube is taken out of the vessel, and the tip of the abdomen is washed three times, once with water and twice with 70% alcohol.
(5) The tip of the abdomen is placed in alcohol or glycerine for further study.
(6) For storage, the tip of the abdomen is placed with a few drops of glycerine in a polyethene microvial. The microvial is attached to the pin of the dried specimen to which the terminalia belong.

1.6. Short bibliography

No extensive account exists on the Limoniidae of the region. Whereas for both Tipulidae (Mannheims & Theowald, 1951–1980 and Savchenko, 1961–1983) and Cylindrotomidae (Peus, 1952) of the western Palaearctic there are rather complete, albeit somewhat out-dated, surveys, a comparable work does not exist for the Limoniidae. A good start was made by Lackschewitz & Pagast (1940–1942), whose work, however, has never been completed. Some major works of reference are those of De Meijere (1919–1921), Edwards (1938), Lackschewitz (1940a, b), Czižek (1933) and Savchenko (1982, 1985, 1986). Many original drawings of male terminalia are given by Starý & Rozkošný (1969). These works, however, are partly out of date, partly they cover only one of the subfamilies or only a part of the region, or have both restrictions.

2. Morphology and terminology

This section deals with the external morphology of the adult Limoniidae. Successively the various parts of head, thorax and abdomen are mentioned and their terminology explained (Figs. 1–9).

2.1. Head

The head is composed of a hardened capsule, the cranium, which bears the antennae, the eyes and the mouthparts. Taxonomically important regions of the cranium are the vertex, situated dorsally, and the frons, anteriorly.

2.1.1. Antenna

The basal segments of each antenna, scape and pedicel, normally differ in size and shape from the remaining segments, the flagellomeres. The number of flagellomeres is usually 12–14; sometimes there may be less, as in *Hexatoma* Latreille s. l., or more, as in *Ludicia* Hutson & Vane-Wright. The flagellomeres are mostly of a simple shape, globular to oval or cylindrical. Sometimes they are very elongated, as in the males of some species of *Hexatoma* s. l. and *Rhabdomastix* Skuse, where the antenna may be as long as the whole body or even longer.

In other cases, as in *Neolimnophila* Alexander, *Crypteria* Bergroth and *Chionea* Dalman (Fig. 180) some of the flagellomeres are fused and so the number of antennal segments is also reduced. In *Rhipidia* Meigen each flagellomere may have one or more processes, in which case the antenna is called pectinate. The antennal segments may bear hairs of two different types: Short soft hairs and longer bristle-like hairs, the so-called verticillar hairs.

2.1.2. Eye

The compound eyes are usually widely separated above, but sometimes may be so large as to leave only a very narrow strip of the posterior vertex between them (*Atypophthalmus* Brunetti). Between the lenses of the individual eye units, the ommatidia, short erect hairs may be present, as in all Pediciinae. Simple eyes or ocelli are always absent.

2.1.3. Mouthparts

The mouthparts comprise the unpaired elements labrum, hypopharynx and labium, and the paired maxillae, which arise between labrum and labium. Of some taxonomic importance is the palpus, the segmented appendage of each maxilla. The first (basal)

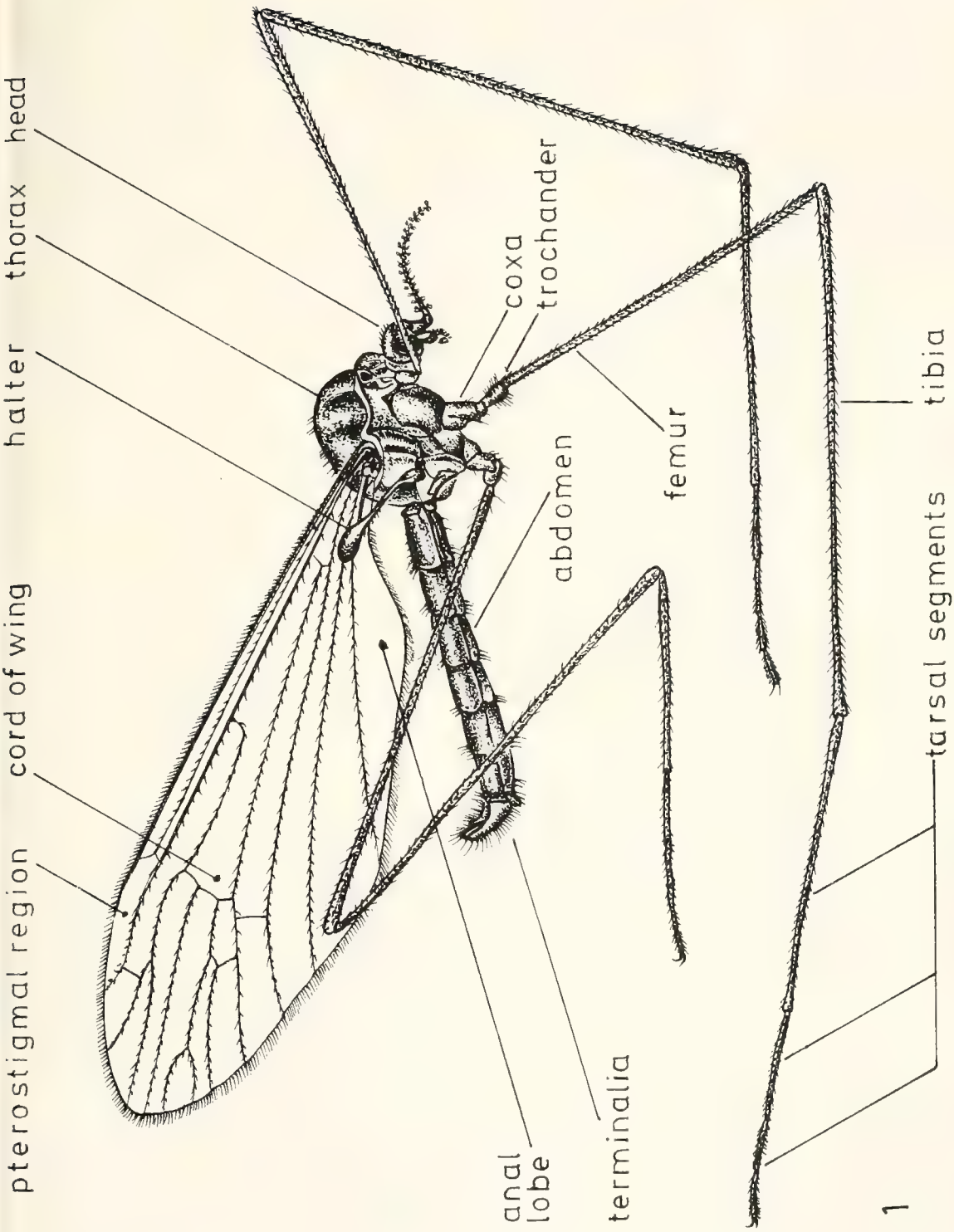


Fig. 1. Male of *Neolimnophila carteri* Tonn., lateral view. – After SAVCHENKO.

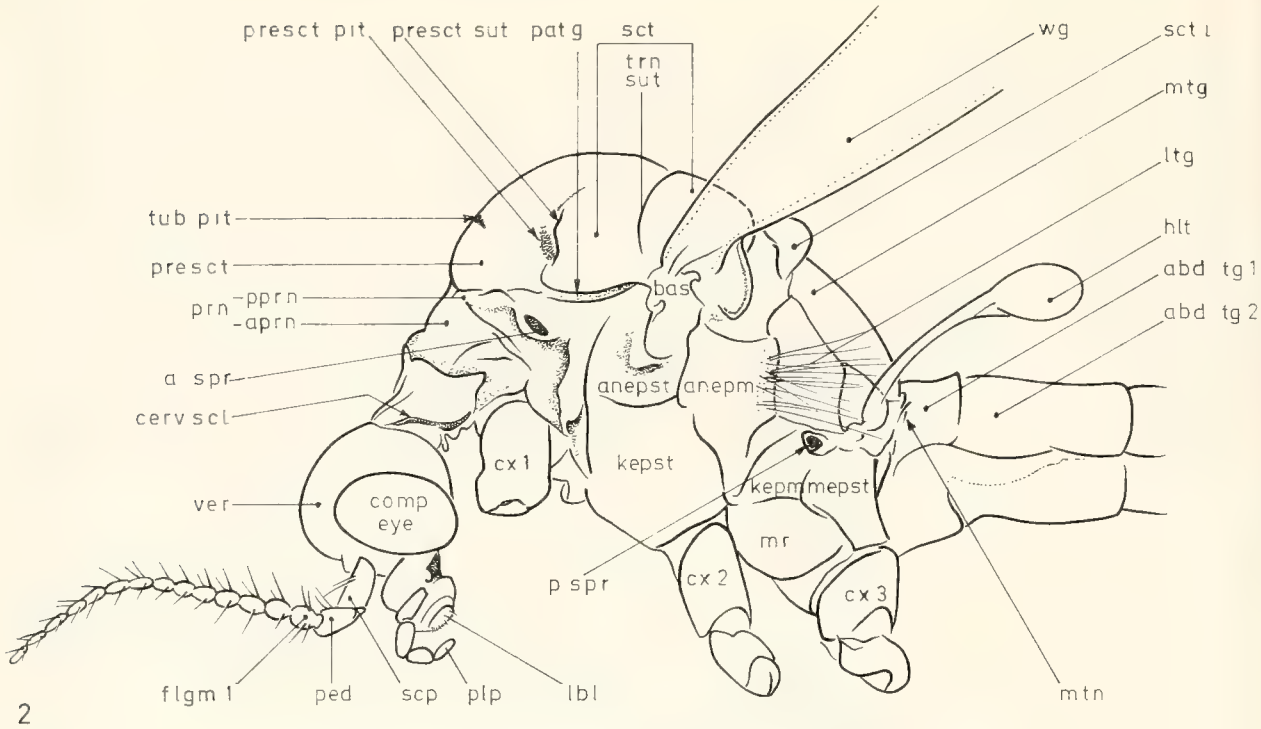


Fig. 2. Head and thorax of *Erioconopa trivialis* Mg., lateral view. – Orig.

Abbreviations:

abd tg	abdominal tergite	*mtn*	metanotum
anepm	anepimeron	*patg*	paratergite
anepst	anepisternum	*ped*	pedicel
aprn	antepronotum	*plp*	palpus
a spr	anterior spiracle	*pprn*	postpronotum
bas	basalare	*presct*	prescutum
cerv scl	cervical sclerite	*presct pit*	prescutal pit
comp eye	compound eye	*prest sut*	prescutal suture
cx	coxa	*prn*	pronotum
flgm	flagellomere	*p spr*	posterior spiracle
hlt	halter	*scp*	scape
kepm	katepimeron	*sct*	scutum
kepst	katepisternum	*sctl*	scutellum
lbl	labellum	*trn sut*	transverse suture
ltg	laterotergite	*tub pit*	tuberculate pit
mr	meron	*ver*	vertex
mepst	metaepisternum	*wg*	wing.
mtg	mediotergite		

segment of the palpus is very small and mostly with difficulty to be seen. Including this basal one, each palpus has usually five segments. Sometimes, however, there may be less. So, in *Achyrolimonia decemmaculata* Loew, the apparent number of palpal segments is only two. The paired labella are the modified labial palpi, which are appendages of the labium. Labrum, hypopharynx and labella are very long and slender in *Geranomyia* Haliday.

No elongate mouthparts, but a long to very long rostrum is found in *Helius* Lepeletier & Serville and *Elephantomyia* Osten Sacken. The snout-like rostrum, which is a prolongation of the head capsule beyond the eyes, is in most Limoniidae short and inconspicuous. Its distal end is indicated by the position of the palpi.

2.2. Thorax

The terminology of the various elements of the thorax is explained in Fig. 2. The dorsal plate of the prothorax is called pronotum, which is divided into anterior and posterior parts, antepronotum and postpronotum, respectively. The mesonotum represents the dorsum of the mesothorax. Its basic components are prescutum, scutum and scutellum. It also includes a fourth part posteriorly, the postnotum. The metanotum, which represents the dorsum of the metathorax, is vestigial, as in nearly all other Diptera.

A characteristic V-shaped groove, the transverse suture, divides the scutum into an anterior and posterior region. The prescutal suture, separating the prescutum from the scutum, is only partially present. Its position coincides closely with the prescutal pits (humeral pits), a pair of mostly large, shallow depressions of the integument. Another pair of smaller depressions, the tuberculate pits (anterior pits) are found in the anterior half of the prescutum.

The mediotergite lies directly behind the scutellum. It belongs to the postnotum, which includes all the parts of the mesonotum behind and below the scutellum.

Two elements of the mesopleuron, the pleural region of the mesothorax, are still to be mentioned. They are the anepimeron (pteropleuron), which lies directly below the base of the wing, and the meron, situated immediately posterior to the middle coxa. The size of the meron is of taxonomic importance in Eriopterinae (Figs. 115–119).

2.2.1. Legs

Articulated spurs may be present at the distal end of the tibia. Sometimes these spurs are very small, but may be distinguished from hairs or bristles by having microscopic barbules on their surface. Normally the front tibiae have one spur each, the middle and hind tibiae two each, but in a few cases these numbers may be reduced.

2.2.2. Wings

As in all Diptera, only the front or mesothoratic pair of wings is well-developed; the metathoracic pair is reduced to the small, club-like halteres.

The membranous area of the wing between the supporting frame-work of the wing veins is referred to as the wing membrane. The wing membrane may bear hairs of two different kinds: microtrichia and macrotrichia. The microtrichia, which cover the whole wing surface, are merely extensions of the cuticle and are not associated with cells of the unterlying epithelium. They may be distinguished from macrotrichia by having no socket and by their very small size.

The macrotrichia may also be very small sometimes, but a macrotrichium is always placed on a distinct socket, which is formed by a special cell of the epithelium. Actually, there is no morphological difference between a seta and a macrotrichium, but the latter term is usually reserved for the setae of the wing membrane.

A clearly defined opaque or pigmented area, the pterostigma, is often found in the wing membrane near the point where R1 reaches the wing margin. In some cases macrotrichia may be present in the pterostigmal region, whilst they are lacking in the rest of the wing membrane.

Near the apical third of the wing a distinctive area may be found, the cord, where branching of Rs, M and CuA often results in a more or less linear, transverse line. The anal lobe is the more or less triangular part of the wing in the area of cell A2. The curva-

ture of the wing margin here is indicated as the anal angle (see Fig. 1).

A thickening of the wing blade, near the basal hind margin of the wing is called the squama. It may be provided with setae, as in *Pilaria* Sintenis (Fig. 71).

2.2.2.1. Wing venation

The terminology of the wing venation, which is in accordance with the Comstock-Needham system as interpreted by McAlpine (1981), is explained in Figs. 6–9. Each of the primary veins consists of two main branches, an anterior branch (A) and a posterior branch (P). The abbreviations are as follows (for a further explanation see McAlpine l. c.):

C	costa
Sc	subcosta
Sc1, Sc2	branches of subcosta
R	radius
R1	anterior branch of radius
Rs	radial sector (posterior branch of radius)
R2–R5	branches of Rs
MA	anterior branch of media (arculus)
M	(posterior branch of) media
M1–M3	branches of M
CuA	anterior branch of cubitus
CuA1, CuA2	branches of CuA
CuP	posterior branch of cubitus
A1	anterior branch of anal vein (first anal vein)
A2	posterior branch of anal vein (second anal vein)
h	humeral crossvein
r–m	radial-medial crossvein
m–cu	medial-cubital crossvein
m–m	medial crossvein (situated between M2 and M3).

The cells of the wing are mostly named after the (part of the) vein which forms their anterior border. Some of them are named *br* (basal radial), *bm* (basal medial) and *dm* (discal medial).

Some points of interest are still to be mentioned:

(1) A free tip of Sc2, by Alexander (1929) assumed to be present in some Limoniinae, probably never occurs (Hennig, 1954).
(2) R2 never reaches the wing margin as a separate vein, but merges into R1 (cephalization of vein R2) (Alexander, 1918, 1927, 1929).
(3) The primary forking of Rs into R2+3 and R4+5 in many cases has been lost by a shifting in position of R4 (capture of R4 by R2+3) (Alexander, 1918, 1927, 1929); the primary fork here is formed by R2+3+4 and R5.
(4) MA appears as a short transverse vein ("arcular crossvein") between R and M near the base of the wing (Fig. 71).
(5) M has only three free branches: M1 to M3. The branch of vein here indicated as CuA1 may have been arisen from coalescion of originally separate branches M4 und CuA1 (Hennig, 1954). Consequently, this branch of vein may equally well be designated as M4, and so it is called by most authors of Limoniidae. The crossvein m-cu of these authors is indicated here as "basal section of CuA1".
(6) CuP is a weak vein without tracheae, situated closely behind CuA. It is indicated as a dotted line in Figs. 6–9.

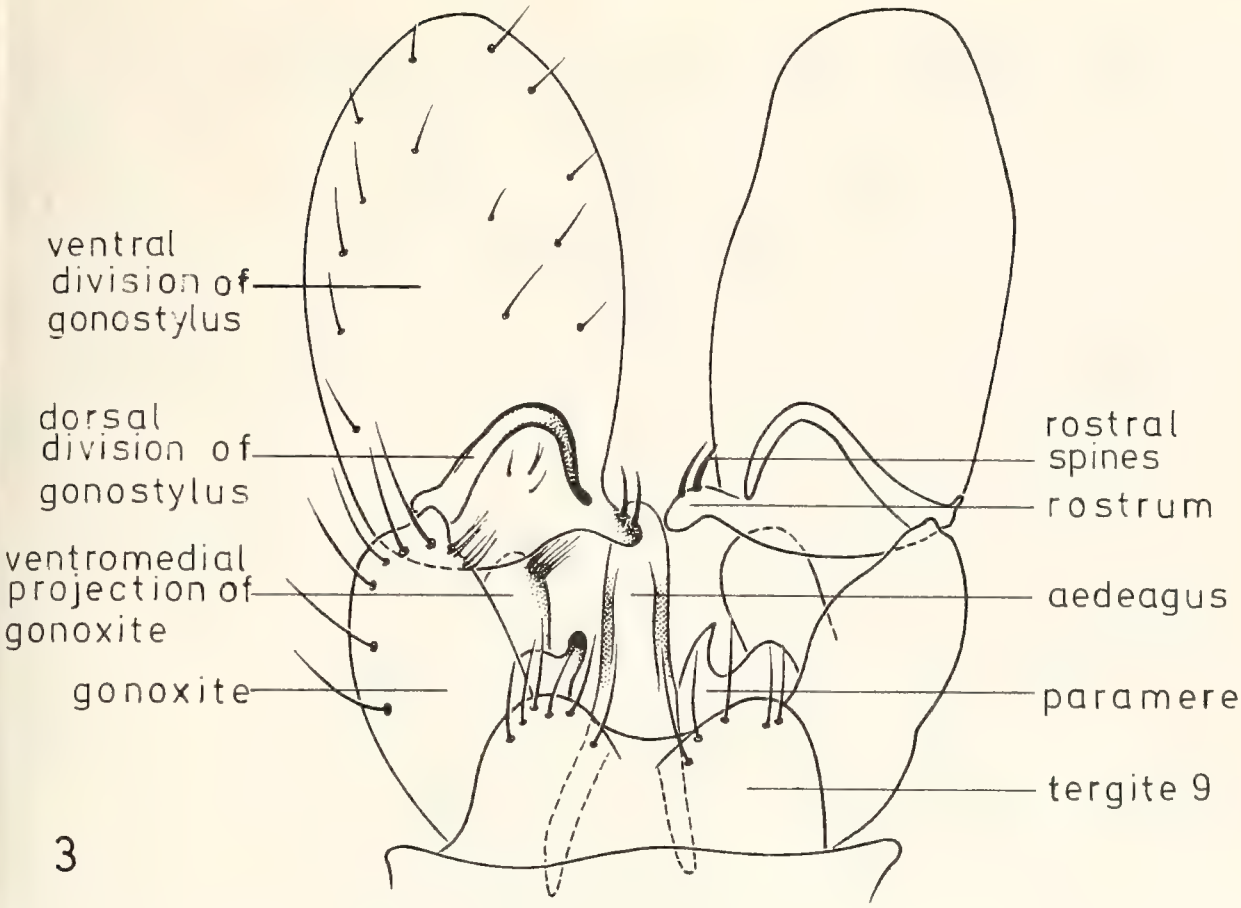


Fig. 3. Male terminalia of *Dicranomyia mitis* Mg., dorsal view. – After STARÝ.

2.2.2.2. Reduction of wing

The normal condition, with fully developed wings, is called macropterous. In a minority of species the wing is found to be reduced in size. Several cases may be distinguished:

(1) The wings are moderately shortened (brachypterous forms) (Figs. 184, 187, 194).
(2) The wings are narrowed; the main veins that have been retained are the radial veins (stenopterous forms) (Figs. 183, 186, 195).
(3) The wings have been reduced to very small knobs (micropterous forms) (Figs. 176, 188, 189).

Obviously, these three categories cannot be separated strictly. So the difference between the brachypterous and micropterous condition is a gradual one. Moreover, a wing may be both shortened and narrowed (Fig. 195), and this condition might be designated as both brachypterous and stenopterous.

A reduction of the wing may be found in both sexes, as in *Dactylolabis wodzickii* Nowicki, in females only, as in *Idioptera pulchella* Meigen, or in populations or races of a particular species, as in *Paradicranota parviuncinata* Savchenko (Figs. 185–193).

2.3. Abdomen

The terminal segments of the abdomen show various kinds of structures, which play a role in copulation and oviposition. These last segments and their appendages, referred to as the terminalia, are of great taxonomic importance, especially in the male. For a more detailed discussion of male and female reproductive systems in tipulid craneflies, see FROMMER (1963).

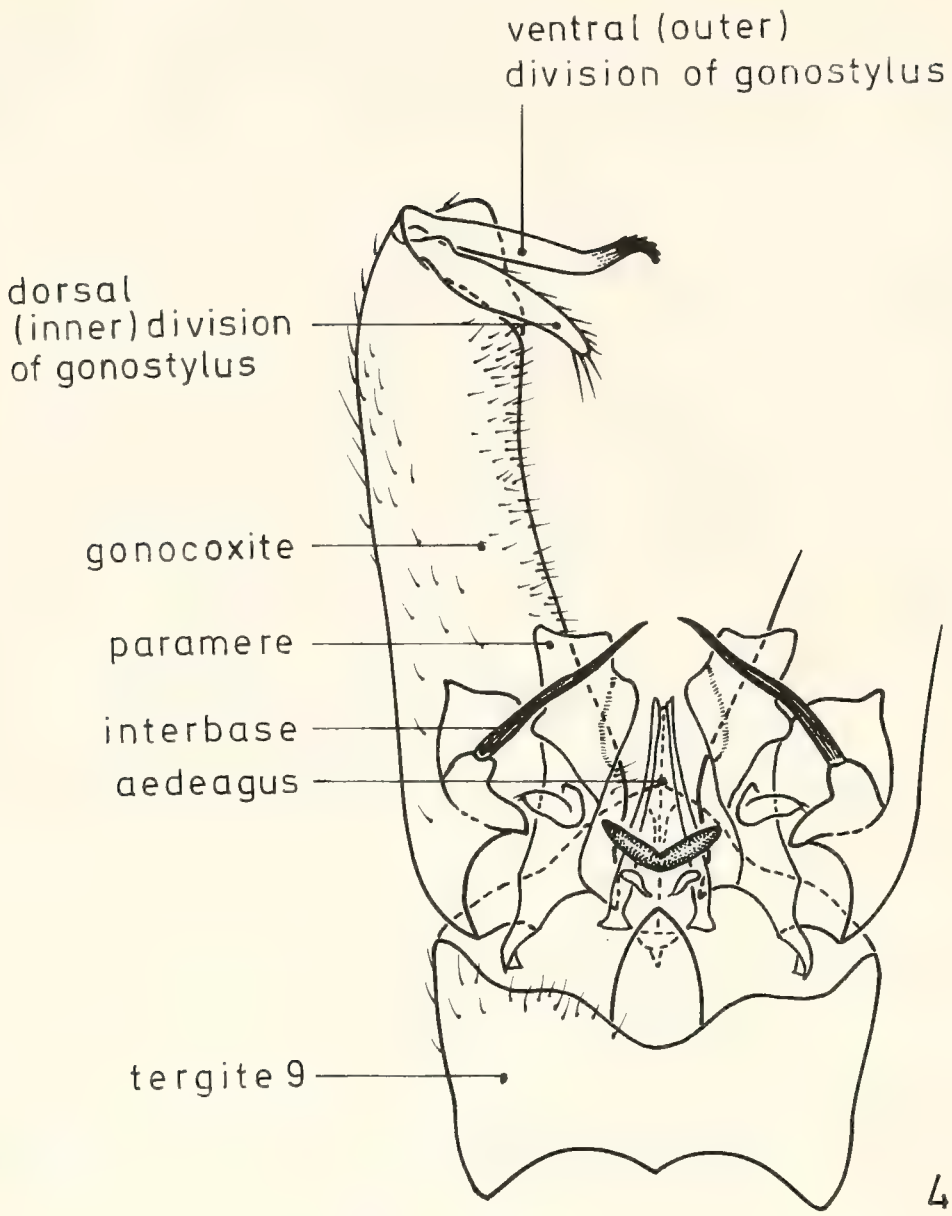


Fig. 4. Male terminalia of *Neolimnophila carteri* Tonn., dorsal view. – After SAVCHENKO.

2.3.1. Male terminalia

The male terminalia, also called hypopygium, include the following parts (cf. Figs. 3,4):

(1) Tergite 9, the dorsal plate of the 9th segment.
(2) Sternite 9, the ventral plate of the 9th segment.
(3) A pair of gonopods, two-segmented clasping organs, which arise posterolaterally on sternite 9.
(4) A pair of parameres, unsegmented processes arising between the bases of aedeagus and gonopod.
(5) The aedeagus or intromittent organ, occupying a median position at the ventral side of the terminalia.
(6) The proctiger or anal segment, situated between tergite 9 and the aedeagus.

Tergite 9 is a conspicuous plate; its hind margin may be plain, incised or bear processes of various kinds. Usually tergite 9 is separate, but in some cases it is fused with sternite 9 to form a more or less continuous ring, as in *Phyllolabis* Osten Sacken (Fig. 65).

Mostly tergite 9 occupies a dorsal position, but in some Eriopterinae, where the terminalia are inverted (section 2.3.1.1.), it is found at the ventral side of the abdomen.

The gonopods are composed of a basal gonocoxite and a distal gonostylus. The gonocoxite is clearly separate from the sternite and often provided with lobes or processes. These lobes and processes may be of various forms and situated at various places of the gonocoxite, either more dorsal (as in *Gonomyia bifida* Tonnoir, Fig. 125) or ventral, at the apex (as in *Cheilotrichia exigua* Lackschewitz) or near the base (as in *Dicranomyia coeiana* Nielsen, Fig. 21).

The gonocoxite may have a structure in form of a long rod or spine, situated medially at its base. This so-called interbase may be found in Pediciinae, in *Rhabdomastix* and in *Neolimnophila* (Fig. 4), amongst others.

The second segment of the gonopod, the gonostylus, articulates at its proximal end with the gonocoxite and so it may easily be distinguished from the above mentioned processes, which never articulate. Mostly the gonostylus is divided into two parts, which articulate more or less separately. These parts are called ventral and dorsal division, because of their position. As the divisions may be flexed inwards (compare Fig. 4), the ventral and dorsal division are also indicated as outer and inner division, respectively.

The divisions of the gonostylus are of very varied forms. In *Dicranomyia* Stephens and some of its allied subgenera the dorsal division is a curved, darkly coloured bare hook, whereas the ventral division is mostly large and swollen. At its inner side this ventral division bears a projection, the so-called rostrum, which is usually provided with two heavy spines (Fig. 3). In *Sphaeropyga* Savchenko (Figs. 23, 24) the huge ventral style comprises various parts of rather bizarre form.

One of the two divisions may be completely lacking, as in *Limonia* Meigen (Fig. 22) or *Dasymolophilus* Goetghebuer (Figs. 111, 112). In other cases the two parts may be more or less fused, as in *Tricyphona* Zetterstedt (Fig. 43). Rather exceptional is the presence of three separate divisions, as may be seen in *Idiocera* Dale and some allied subgenera.

The unsegmented parameres (also called gonapophyses) are movable processes, which are located on, and articulate with, the area between the base of the aedeagus and the dorsomedial base of each gonocoxite. They may be of very different size and shape, and serve as accessory structures for supporting and directing the aedeagus during copulation. Usually one pair of parameres is present, sometimes there may be two pairs, as in *Archilimnophila* Alexander (Fig. 79).

Above the aedeagus, separating it from the proctiger, a transverse sclerotized plate may be found. This plate, indicated as tegmen by Edwards (1938), is often closely allied with the parameres, which may be poorly developed in these cases. An example of such a tegmen may be found in *Pedicia rivosa* Linnaeus. Sometimes plate and parameres are completely fused into a more or less closed ring round the base of the aedeagus.

The aedeagus is a two-walled, tubular organ with an inner tube, the endophallus, and an outer wall comprising a distal distiphallus and a basal basiphallus (Snodgrass, 1957). At its proximal end the endophallus is connected with the sperm duct, at its distal end it opens with a gonopore. The endophallus may be simple, with a single gonopore, or branched. In the latter case there are two or three gonopores, when the endophallus is bifid or trifid, respectively. Accordingly, the distiphallus may also be simple, bifid or trifid.

The outer wall of the aedeagus may bear processes without a gonopore. Such processes might be mistaken for parameres, but, unlike these, are never articulated.

The proctiger represents the last segment of the abdomen, which bears the anus. This mostly membranous structure of conical shape, lying dorsally between the bases of the gonopods, has no appendages. It is of little taxonomic importance, except for the cases where it is partly sclerotized, as in *Scleroprocta* Edwards (Fig. 146) and in *Amalopis occulta* Meigen (Fig. 51).

2.3.1.1. Rotation

In some genus group taxa of Eriopterinae the apical portion of the male abdomen is twisted along the longitudinal axis. As a result of this so-called rotation, the morphologically dorsal side of the male terminalia is found at a lateral or even ventral position. If the abdomen is in a dried condition, rotation may difficult be observed because of the effect of wrinkling. In such a situation it is preferable to make a preparation as indicated in Section 1.5.

The angle of rotation may vary from about 45-90°, as in *Erioconopa* Starý, *Ormosia* Rondani s. str., *Rhypholophus* Kolenati and *Oreophila* Lackschewitz, to about 180°, as in *Molophilus* Curtis, *Dasymolophilus* Goetghebuer, *Empeda* Osten Sacken, *Cheilotrichia* Rossi s. str. and *Ilisia* Osten Sacken s. l. A rotation through 180° is called inversion.

2.3.2. Female terminalia

The female terminalia, also called the ovipositor, include the modified segments 8 and 9 and their appendages (Fig. 5). Tergite 8, also referred to as the epigynium, is much shorter than the preceding tergite 7. The hypogynium or sternite 8 (also referred to as subgenital plate) is much more elongate, reaching far beyond tergite 8. At its distal end it bears two long, slender processes, the hypogynial valves (hypovalvae), which point backwards. Tergite 9 is usually present as a very narrow band. Tergite 10 is rela-

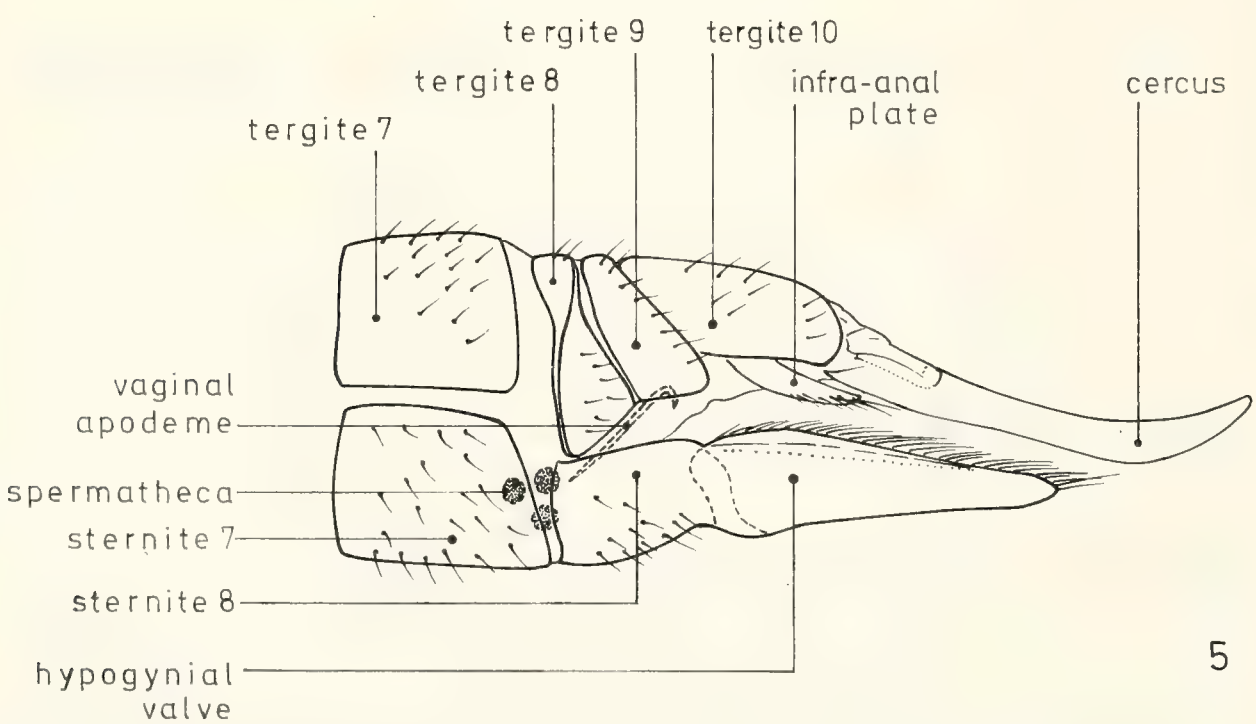


Fig. 5. Female terminalia of *Sacandaga parva* Siebke, lateral view. – After Tjeder.

tively large, bearing two cerci at its apex. Each cercus is usually a strong, blade-like element, which tapers towards its end, but sometimes may be reduced to a short, fleshy lobe as in *Baeoura* Alexander (Fig. 152) or *Protogonomyia* Alexander (Figs. 131, 132).

Directly above sternite 8 the genital chamber is found. Here are the openings of the oviduct, the gonopore, and of the common spermathecal duct. Sternite 9 is strongly reduced and situated dorsally of the gonopore where it extends as a small, more or less triangular plate. The more distal infra-anal plate (subanal plate), which lies directly below the anus, may represent sternite 10 or sternite 11.

The mainly internal vaginal apodeme (furca) is a sclerotized structure in the ventral wall of the genital chamber. In a preparation of the ovipositor the more or less spherical spermathecae may be seen shining through the wall of the abdomen. Their number is typically three, but may be reduced to two. In these mostly heavily sclerotized structures the spermatozoa are stored.

3. Keys

3.1. Key to the families of Tipulidae, Limoniidae, and Cylindrotomidae

The holarctic Limoniidae and Cylindrotomidae species may be distinguished from those belonging to the Tipulidae by means of the following characters:

– Sc 1 usually completely atrophied (but sometimes a rudiment may be present). – Last segment of palpus usually much longer than the three preceding ones together. – Rostrum mostly well developed, often anteriorly projecting into a sharply pointed nasus. – Antenna usually with 11 flagellomeres ..... **Tipulidae**

– Sc 1 present (all Limoniidae, part of Cylindrotomidae), absent (part of Cylindrotomidae), or appearing as a rudiment and not connected with C (part of Cylindrotomidae). – Last segment of palpus rather short, about as long as the two preceding ones together (exceptions: the limoniid genus *Pedicia* Latreille and some Cylindrotomidae, with a rather long last palpal segment). – Nasus always absent; rostrum usually very short (exceptions: the limoniid genera *Elephantomyia* Osten Sacken and *Helius* Lepeletier & Serville, with a very elongate rostrum). – Antenna usually with 12 to 14 flagellomeres .... **Limoniidae** and **Cylindrotomidae.**

A clear separation of Cylindrotomidae and Limoniidae on account of venational characteristics is hardly possible. Instead, the following characters may be used (cf. Brodo, 1967):

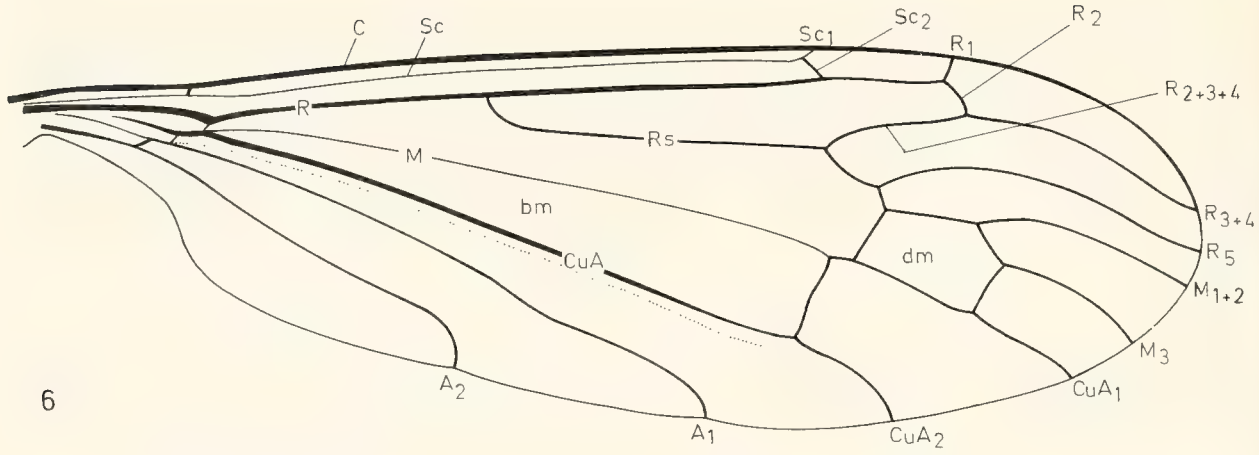
– Male: aedeagus tripartite (but bipartite in *Diogma* Edwards), often extruded in dried specimens; 1 pair of gonostyli.
Female: cerci short, broad. Mesonotal suture distinct only in median third of thorax, fading out laterally ..... **Cylindrotomidae**

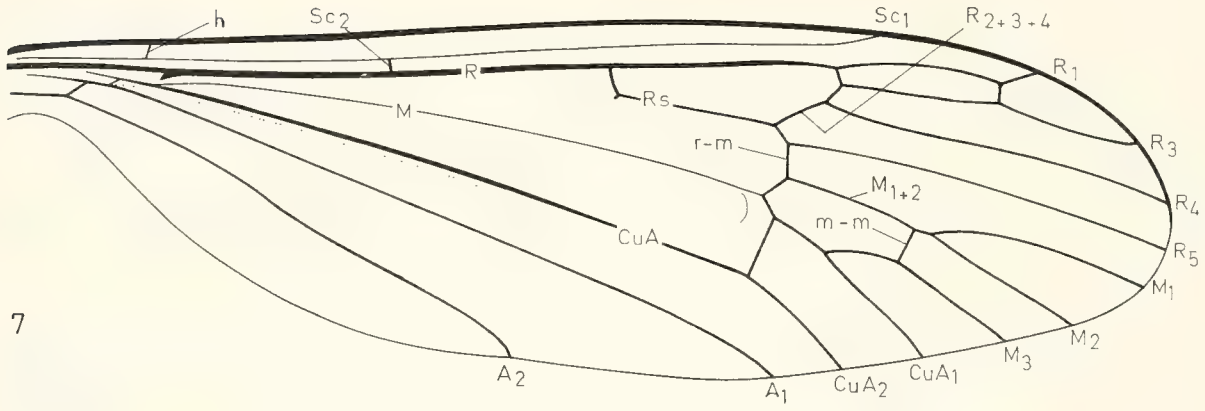
– Male: aedeagus usually having one or two openings, sometimes three; mostly two pairs of gonostyli, sometimes one or three.
Female: cerci usually elongate, pointed. Mesonotal suture distinctly V-shaped .... **Limoniidae.**

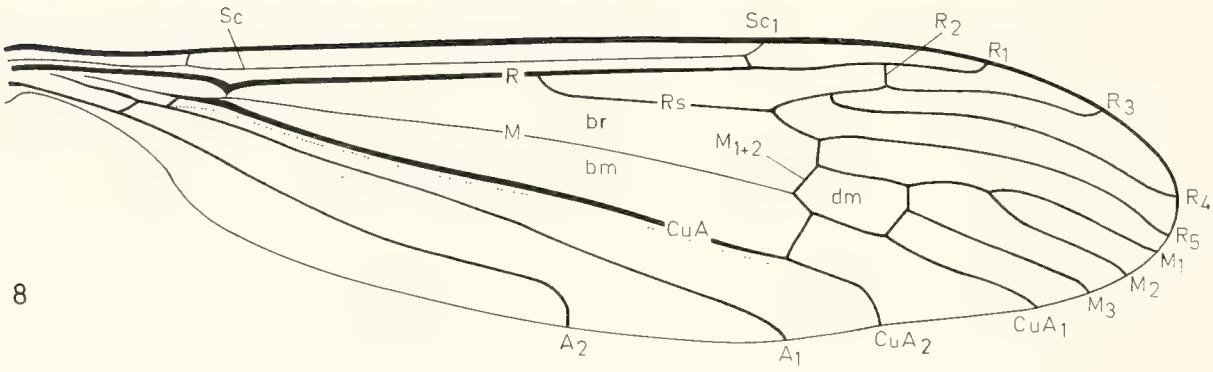
3.2. Key to the genus-group taxa

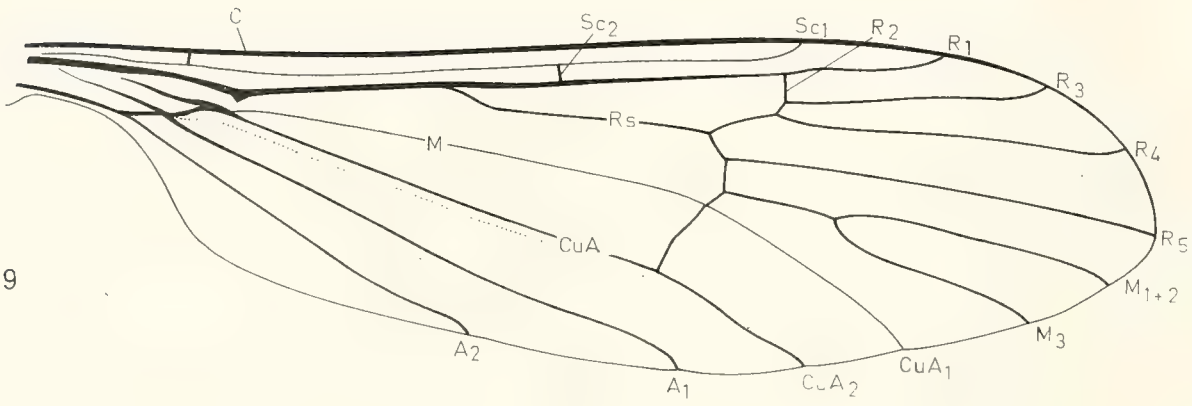
1 Wing fully developed 2
– Wing reduced or almost completely atrophied 102

2 Eye hairy, with short hairs between ommatidia; Sc 1 very long, exceeding fork of Rs; Sc 2 basal to origin of Rs (Fig. 7) ..... (Pediciinae) 31
– Eye bare; Sc 2 usually situated distal to origin of Rs (as in Fig. 6); when Sc 2 basal to origin of Rs, Sc 1 not exceeding fork of Rs 3



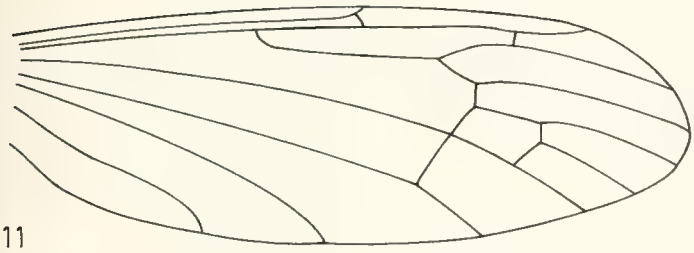




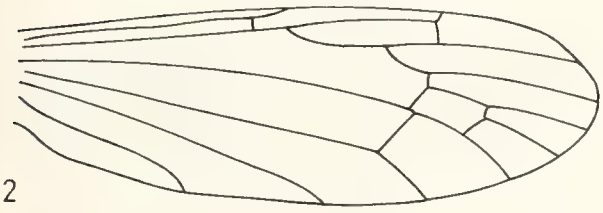


Figs. 6–9. Wing venation in representatives of the four subfamilies of Limoniidae. -6. *Metalimnobia* sp. (Limoniinae), -7. *Dicranota* sp. (Pediciinae), -8. *Pseudolimnophila* sp. (Hexatominae), -9. *Ormosia* sp. (Eriopterinae). – After Alexander & Byers.

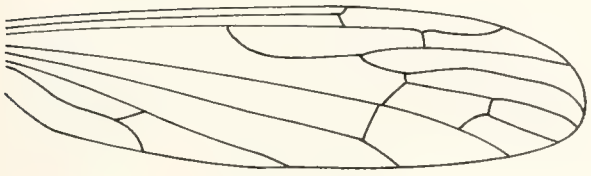
10



11



12



13

14

15

Figs. 10–15. Fig. 10. Female of *Elephantomyia edwardsi* Lack., lateral view. – Figs. 11–13. Wings. -11. *Limonia tripunctata* Fabr., -12. *Dicranomyia modesta* Mg, -13. *Discobola annulata* L. –Figs. 14–15. Antennae of *Rhipidia duplicata* Doane. -14. male, -15. female. – After Tjeder (Fig. 10) and Slípka & Starý (Figs. 11–15).

3 Rs two-branched (three branches of R reaching wing margin) (Fig. 6) **4**
– Rs three-branched (four branches of R reaching wing margin) (Figs. 8,9) **7**

4 Rostrum greatly elongated, almost as long as remainder of body (Fig. 10) .... Hexatominae: ***Elephantomyia*** Osten Sacken
– Rostrum usually of normal length; when elongated, not longer than half length of remainder of body **5**

5 Only one branch of M reaching wing margin (Fig. 58); antenna with only six flagellomeres, which are cylindrical and elongated; tibial spurs present; colouration of body all black ..... Hexatominae: ***Cladolipes*** Loew
– Two branches of M reaching wing margin; antenna with 12 or 14 flagellomeres which are not elongated; tibial spurs absent **6**

6 General colouration of body black with yellow scutellum and yellow markings on thoracic pleurae; antenna with 14 flagellomeres; male terminalia as in Fig. 123 .... Eriopterinae: ***Ptilostenodes*** Alexander
1 sp., *omissa* Lackschewitz
– Antenna with 12 or 14 flagellomeres; other characters not as above ..... (Limoniinae) **8**

7 Tibial spurs present, although sometimes barely visible (as in *Paradelphomyia* and *Phyllolabis*); body size mostly medium, wing 8 mm or more (Fig. 8) ..... (Hexatominae) **41**
– Tibial spurs absent; body size mostly small to very small, wing 8 mm or less (Fig. 9) ..... (Eriopterinae) **65**

3.2.1. LIMONIINAE, key nos. 8–30

8 Antenna with 12 flagellomeres; R 2 always present **9**
– Antenna with 14 flagellomeres, R 2 present or absent **23**

9 Supernumerary crossvein in cell a 1 (Fig. 13); male terminalia as in Fig. 16 .... ***Discobola*** Osten Sacken
– No supernumarery crossvein in cell a 1 ..... **10**

10 Rostrum, including mouthparts, about as long as head and thorax together; mouthparts, especially labellum, elongate ..... ***Geranomyia*** Haliday
– Rostrum shorter than remainder of head; mouthparts not elongate **11**

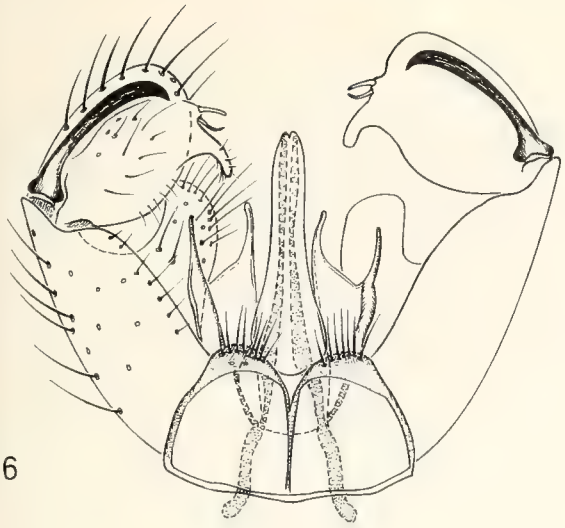
11 Flagellomeres of male antenna more or less produced, antenna appearing bipectinate or unipectinate; flagellomeres in female less-developed, antenna appearing serrated (Figs. 14, 15) ..... ***Rhipidia*** Meigen
– Flagellomeres in both sexes oval to elongate, not produced, antenna not appearing pectinate or serrated **12**

12 Terminal section of R 1 (i. e. the section beyond point of fusion with R 2) continuing the direction of R 1 and longer than R 2 (often at least two times longer than R 2) (Figs. 11,13) **13**
– Terminal section of R 1 in a nearly transverse position, not continuing the direction of R 1 and about as long as R 2 (Figs. 6, 12) **14**

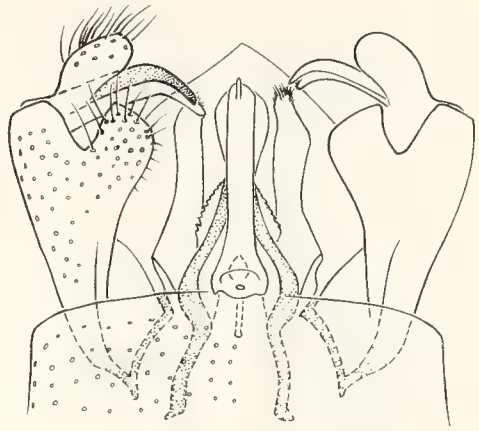
13 Gonostylus of male terminalia divided; its ventral division large, in addition to its rostral prolongation provided with a dorsal accessory lobe, bearing long setae (Fig. 20) .... ***Afrolimonia*** Alexander
1 sp., *ladogensis* Lackschewitz
– Male terminalia with a simple undivided gonostylus (Fig. 22) ..... ***Limonia*** Meigen

14 Sc 1 ending nearly opposite fork of Rs (Fig. 6) **15**
– Sc 1 extending at most as far as half length of Rs **16**

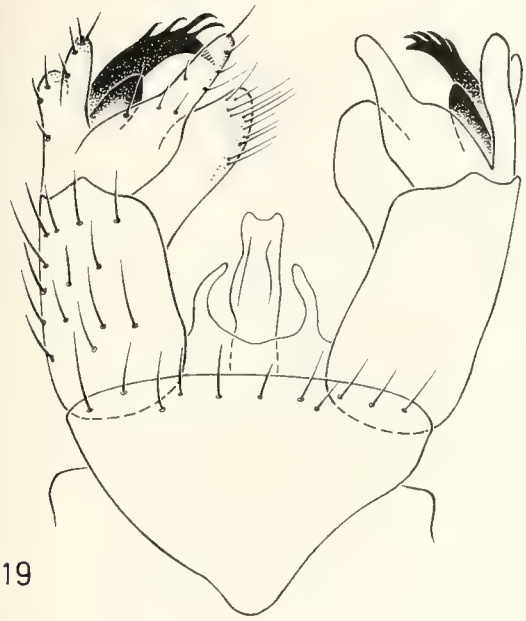
15 Wing with five more or less circular, dark spots, situated near tip of Sc 1, R 2, tip of R 3 and at both ends of Rs; palpus with only two segments; anterior vertex silvery shining;



16

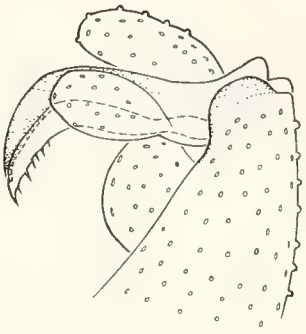


17

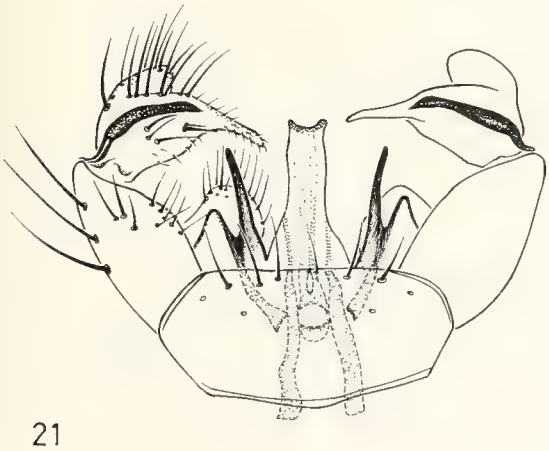


19

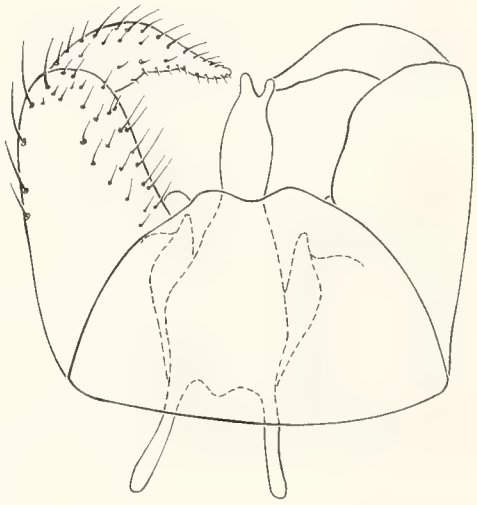
20



18



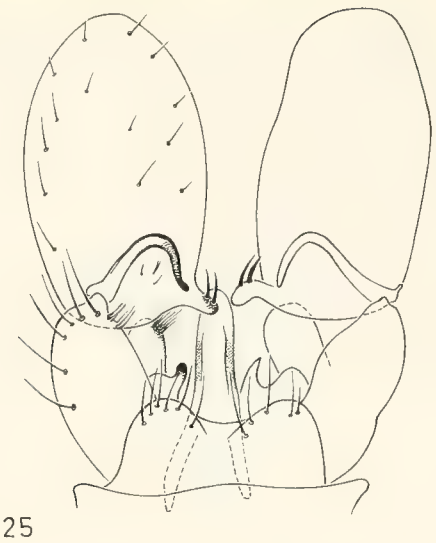
21



22

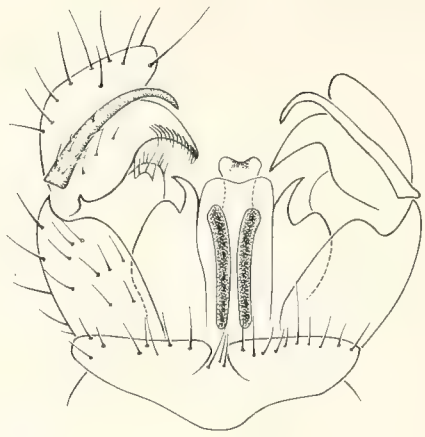
Figs. 16–22 Male terminalia. -16. *Discobola annulata* L., dorsal view; -17. *Metalimnobia quadrimaculata* L., ventral view; -18. id., left gonostyle, dorsal view; -19. *Atypophthalmus inusta* Mg., dorsal view; -20. *Afrolimonia ladogensis* Lacksch, gonopod, dorsal view; -21. *Dicranomyia coeiana* Niels., dorsal view; -22. *Limonia taurica*, dorsal view. – After Starý (Figs. 16, 19, 21), Thomas & Vaillant (Figs. 17, 18), Savchenko (Fig. 20), and Starý & Rozkošný (Fig. 22).

23

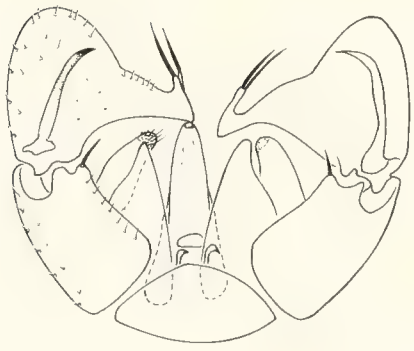


25

24



26



27

28

Figs. 23–28. Male terminalia. -23. *Sphaeropyga nigristigma* Niels., dorsal view; -24. id., lateral view; -25. *Dicranomyia mitis* Mg., dorsal view; -26. *Neolimonia dumetorum* Mg., dorsal view; -27. *Salebriella tristis* Schumm., dorsal view; -28. *Helius longirostris* Mg., dorsal view. – After Thomas (Figs. 23, 24), Starý (Fig. 25), De Meijere (Fig. 26), and Starý & Rozkošný (Figs. 27, 28).

body size small, wing shorter than 12 mm; gonostylus of male terminalia not as below ... . *Achyrolimonia* Alexander
1 sp., *decemmaculata* Loew

– Wing variously patterned, but not as above; palpus with four segments; anterior vertex not silvery; body size large, wing longer than 12 mm; gonostylus of male terminalia deeply divided, with a third oval lobe at base of ventral division (Figs. 17, 18) ..... *Metalimnobia* Matsumura

16 Eyes with their borders at dorsal side parallel for some distance, leaving only a very narrow strip of the vertex between them; male terminalia as in Fig. 19 .... *Atypophthalmus* Brunetti

– Eyes with their borders at dorsal side rounded, and clearly separated above 17

17 Gonostylus of male terminalia undivided, dorsal division of gonostylus wholly atrophied ..... *Microlimonia* Savchenko
1 sp., *machidai* Alexander

– Gonostylus of male terminalia divided, dorsal division usually in form of a hook ... 18

18 Sc 1 ending in C almost opposite half length of Rs; wing membrane with macrotrichia in distal cells; male terminalia as in Fig. 21 ..... *Dicranomyia* Stephens, in part

– Sc 1 ending in C opposite base of Rs or only hardly more proximal or distal to this point; wing membrane without macrotrichia (Fig. 12) 19

19 Prescutum shining black or dark brown, appearing polished; mesopleuron and anterior vertex of head mostly with a fine, silvery pubescence ..... *Melanolimonia* Alexander

– Combination of characters not as above 20

20 Wing with two spots, at base of Rs and in pterostigmal region; anterior vertex conspiciously silvery; thoracic pleura with a longitudinal dark brown stripe; rostral prolongation of male terminalia with a tuft of fine hairs at its dorsal side (Fig. 26) .... *Neolimonia* Alexander
1 sp., *dumetorum* Meigen

– Combination of characters not as above 21

21 Male terminalia conspicously enlarged, sometimes almost disc-like; inner division of gonostylus of very complicated construction; ventro-medial projection of gonocoxite mostly modified or at least strongly lengthened or broadened (Figs. 23, 24) .... *Sphaeropyga* Savchenko

– Male terminalia only moderately enlarged; inner division of gonstylus and ventromedial projection of gonocoxite of more simple construction 22

22 Gonocoxite of male terminalia medially with one or two prominent tubercles, each of which bears a tuft of hairs at the apex (Fig. 27) ..... *Salebriella* Savchenko

– Gonocoxite of male terminalia without such tubercles (Fig. 25) .... *Dicranomyia* Stephens, in part

23 R 2 absent (Figs. 29–31) 24

– R 2 present (Figs. 32–34) 26

24 Rostrum at least twice as long as remainder of head; male terminalia as in Fig. 28; wing as in Fig. 29 ..... *Helius* Lepeletier & Serville

– Rostrum of normal length, i. e. shorter than remainder of head 25

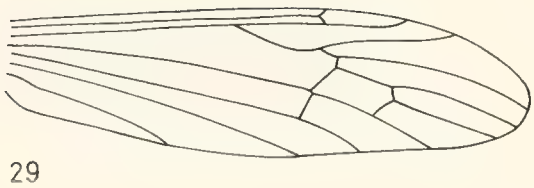
25 Rs over its entire length parallel with and very close to R 1; cell dm absent (Fig. 30) .... *Elliptera* Schiner

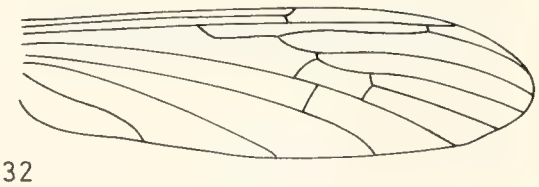
– Rs arising from R at a very small angle, but not parallel with R 1; cell dm present (Fig. 31) ..... *Antocha* Osten Sacken, in part

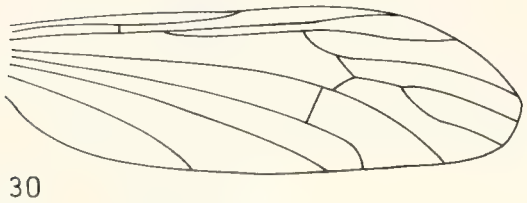
26 CuA 1 joining M close to fork of M or distal to this point; cell dm present or absent (Fig. 32) 27

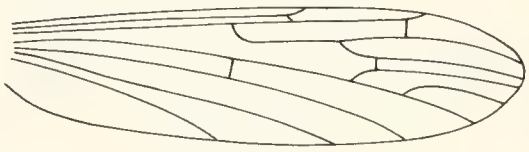
– CuA 1 joining M far proximal to fork of M; cell dm always absent (Figs. 33, 34) 30

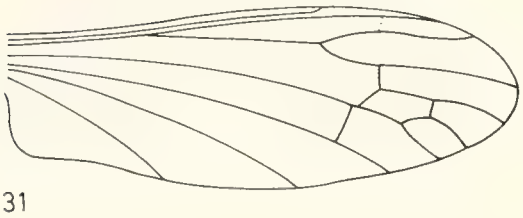
27 R 2 about opposite crossvein r-m; R 2+3 and R 3 together about as long as or shorter than Rs; anal angle of wing prominent, almost rectangular; no conspicuous pale fold in cell cua 2 (Fig. 31) 28

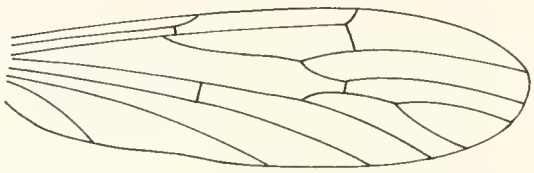

29


32

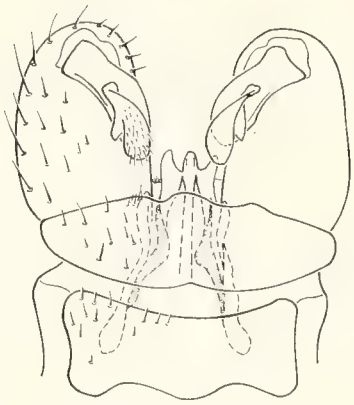

30

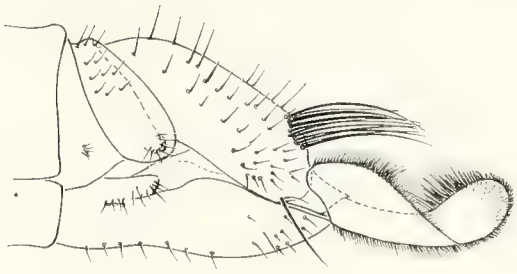

33

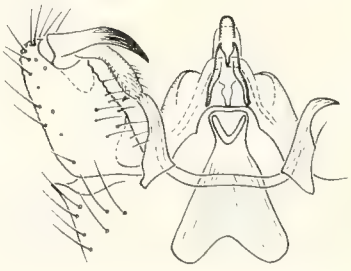

31


34

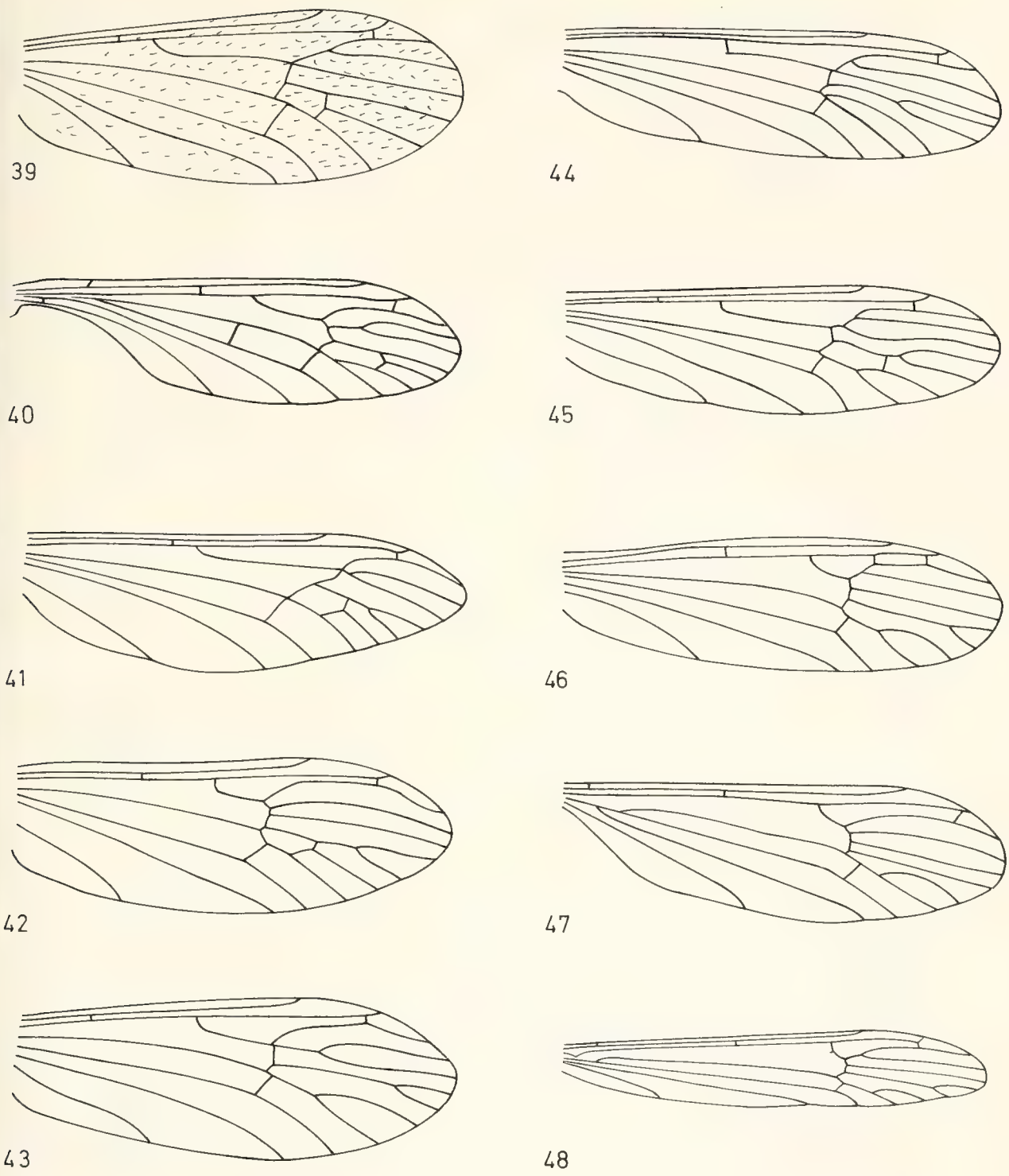
35


36


37


38

Figs. 29–38. – Figs. 29–34. Wings. -29. *Helius longirostris* Mg., -30. *Elliptera omissa* Egg., -31. *Antocha vitripennis* Mg., -32. *Dicranoptycha fuscescens* Schumm., -33. *Orimarga attenuata* Walk., -34. *Thaumastoptera* sp. – Figs. 35–36. Male terminalia. -35. *Antocha vitripennis* Mg., dorsal view; -36. *Orimargula alpigena* Mik, dorsal view. – Figs. 37–38. *Ulugbekia savtshenkoi* Mendl. -37. female terminalia, lateral view; -38. male terminalia, dorsal view. – After Slípka & Starý (Figs. 29–34), Starý & Rozkošný (Figs. 35, 36), and Mendl (Figs. 37, 38).



Figs. 39–48. Wings. -39. *Ula sylvatica* Mg., -40. *Nasiternella varinervis* Zett., -41. *Pedicia rivosa* L., -42. *Ludicia lucidipennis* Edw., -43. *Tricyphona immaculata* Mg., -44. *Amalopis occulta* Mg., -45. *Crunobia littoralis* Mg., -46. *Dicranota* sp., -47. *Plectromyia acuminata* Mendl, -48. *Rhaphidolabis mesasiatica* Sav. – After Slípka & Starý (Figs. 39, 41–46), Mannheims (Fig. 40), Mendl (Fig. 47), and Savchenko (Fig. 48).

– R2 situated far distal to crossvein r-m; R2+3 and R3 together three to five times longer than Rs; anal angle of wing less prominent; a conspicuous pale fold in outer end of cell cua2 (Fig. 32) **29**

28 Cell dm absent; R2 clearly present; male terminalia as in Fig. 36 ..... ***Orimargula*** Mik
1 sp., *alpigena* Mik

– Cell dm present; R2 mostly faintly indicated; male terminalia as in Fig. 35
..... ***Antocha*** Osten Sacken, in part

29 Cerci of ovipositor in female laterally extended in form of curved, hairy wings; hind margin of tergite 10 in female with posteriorly directed, long bristle-like setae (Fig. 37); male terminalia as in Fig. 38 ..... ***Ulugbekia*** Savchenko

– Ovipositor of female not as above ..... ***Dicranoptycha*** Osten Sacken

30 Cell dm absent by atrophy of lower distal side of cell dm; terminal section of R1 equal to or shorter than R2, ending about opposite R2 (Fig. 34) ..... ***Thaumastoptera*** Mik

– Cell dm absent by atrophy of upper distal side of cell dm; terminal section of R1 longer than R2, ending distal to R2 (Fig. 33) ..... ***Orimarga*** Osten Sacken.

3.2.2. PEDICIINAE, key nos. 31–40

31 Wing membrane with abundant macrotrichia (Fig. 39) ..... ***Ula*** Haliday

– Wing membrane without macrotrichia (Figs. 40–48) **32**

32 Supernumerary crossvein present in cell bm; body size large, wing 10 mm or more (Fig. 40) ..... ***Nasiternella*** Wahlgren
Wing venation extremely variable; supernumerary crossvein may be lacking in one or both wings

– Supernumerary crossvein absent; combination of other characters not as above **33**

33 Antenna with 13–15 flagellomeres (Fig. 49) **34**

– Antenna with 10–11 flagellomeres (Fig. 50) **38**

34 Wing with a darkened pattern in form of a triangle along costa, cubitus, and cord of wing; crossvein r-m, base of cell dm, and basal (transverse) section of CuA1 forming a straight and very oblique line (Fig. 41) ..... ***Pedicia*** Latreille

– Combination of characters not as above **35**

35 Cell r3 longer than cell r4 (lower branch of Rs forked) (Figs. 42, 43) **36**

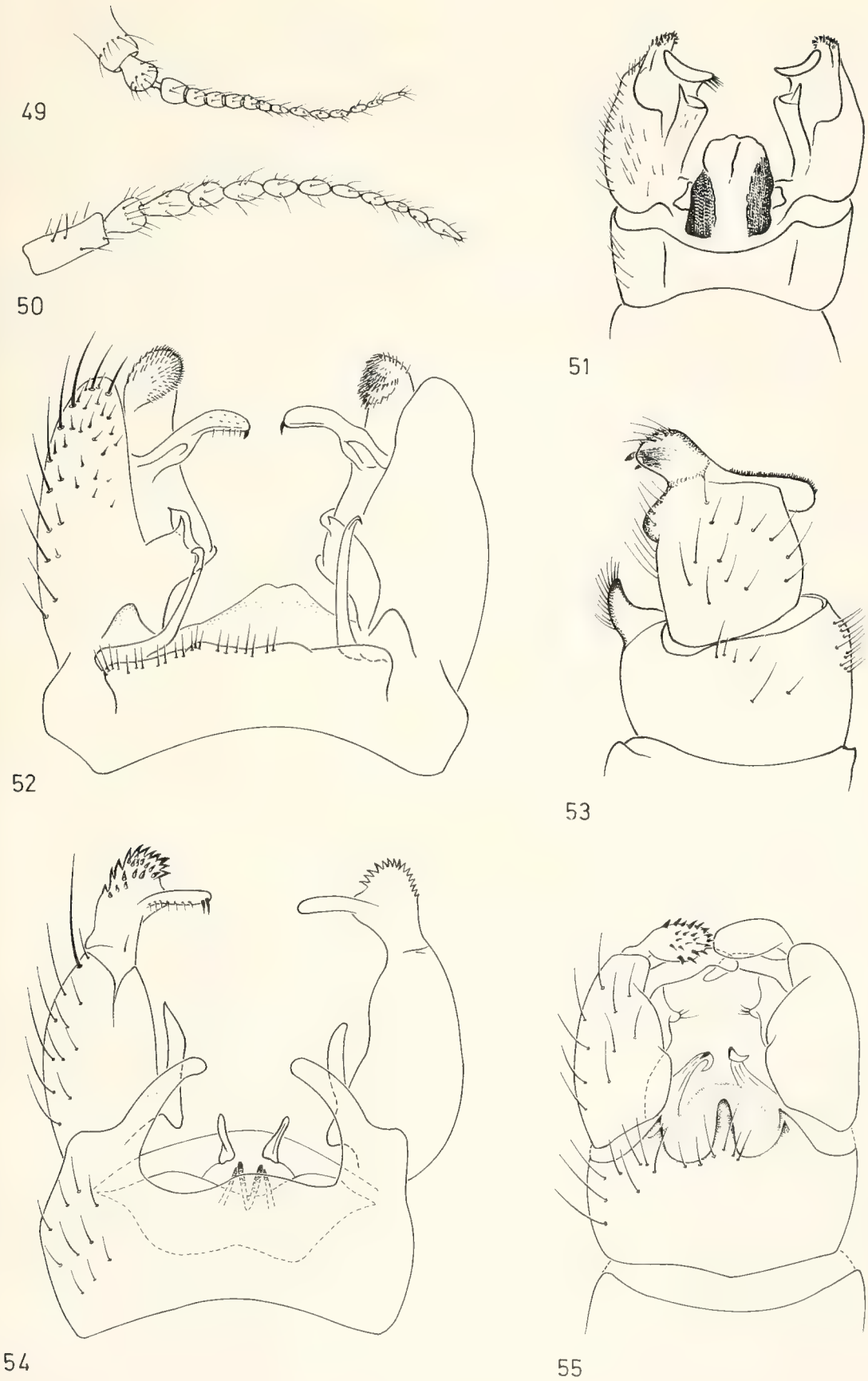
– Cell r3 shorter than cell r4 (upper branch of Rs forked) (Figs. 44, 45) **37**

36 Antenna with 14–15 flagellomeres; crossvein r-m distal to fork of R4+5 (Fig. 42); gonocoxite of male terminalia with an apical dorsal lobe; inner and outer division of gonostylus not fused (Fig. 52) ..... ***Ludicia*** Hutson & Vane-Wright
According to some authors *Ludicia* is synonymous with *Rhaphidolabina* Alexander

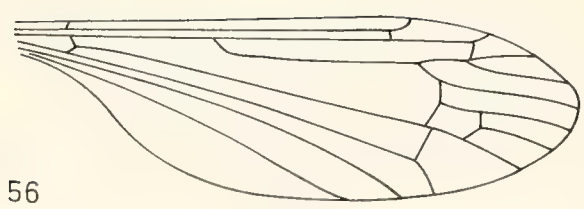
– Antenna with 13–14 flagellomeres; crossvein r-m proximal to fork of R4+5 (Fig. 43); gonocoxite of male terminalia without an apical dorsal lobe; inner and outer division of gonostylus fused (Fig. 54) ..... ***Tricyphona*** Zetterstedt

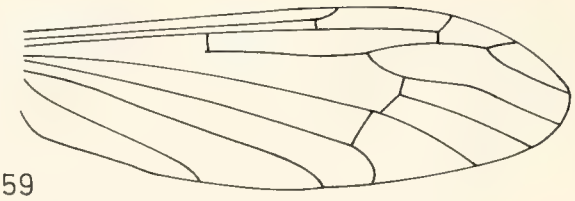
37 Cell m3 very oblong, reaching as far as fork of M (Fig. 44); cell dm absent; hind margin of tergite 9 in male terminalia plain without medial projection; gonostylus resembling that of *Crunobia*, but without stout black thorns at dorsal side; proctiger partially sclerotized (Fig. 51) ..... ***Amalopis*** Haliday
1 sp., *occulta* Meigen

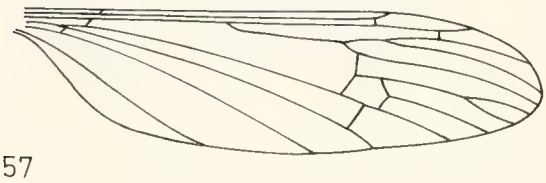
– Cell m3 rather short, not reaching as far as fork of M (Fig. 45); cell dm mostly present; hind margin of tergite 9 in male terminalia often with a medial projection; gonostylus with only one complicated division which bears dorsally 2–7 stout black thorns, sometimes hooded by a chitinous membrane; proctiger not sclerotized (Fig. 53) .....
..... ***Crunobia*** Kolenati

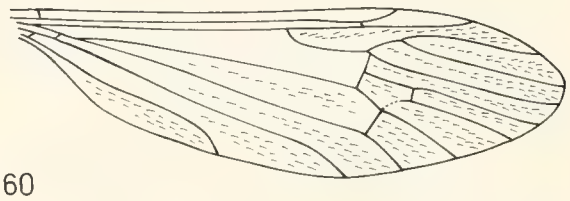


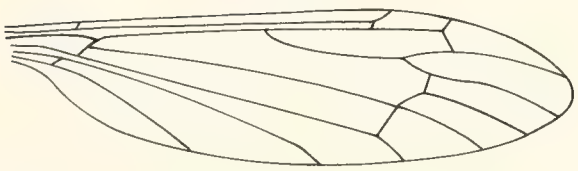
Figs. 49–55. – Figs. 49–50. Antennae. -49. *Tricyphona zwicki* Mendl, -50. *Plectromyia acuminata* Mendl. – Figs. 51–55. Male terminalia. -51. *Amalopis occulta* Mg., dorsal view; -52. *Ludicia lucidipennis* Edw., dorsal view; -53. *Crunobia zernyi* Lacksch., lateral view; -54. *Tricyphona livida* Mad., dorsal view; -55. *Plectromyia acuminata* Mendl, dorsal view. – After Mendl (Figs. 49, 50, 53, 55), Starý & Rozkošný (Figs. 52, 54), and orig. (Fig. 51).

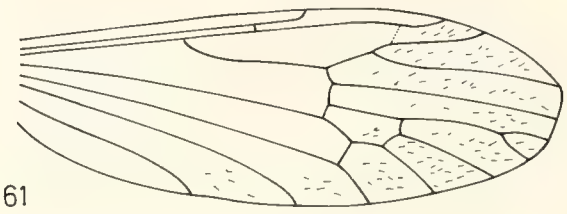

56

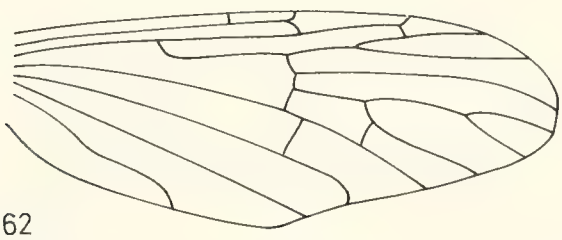

59


57


60


58


61


62

Figs. 56–62. Wings. -56. *Eriocera cimicoides* Scop., -57. *Eriocera chirothecata* Scop., -58. *Cladolipes simplex* Loew, -59. *Hexatoma burmeisteri* Loew, -60. *Phyllolabis gohli* Mendl, -61. *Oxyrhiza senilis* Halid., -62. *Epiphragma ocellaris* L. – After Slípka (Fig. 56), Czižek (Fig. 57), Mendl (Figs. 58, 60), and Slípka & Starý (Figs. 59, 61, 62).

38 Supernumerary crossvein in cell r 1 (Fig. 46) **39**
– No supernumerary crossvein in cell r 1 (Figs. 47, 48) **40**

39 Antenna of male with rather long flagellomeres, and about as long as head and thorax together; pterostigmal spot clearly present ..... ***Dicranota*** Zetterstedt
– Flagellomeres short in both sexes; pterostigmal spot faint .... ***Paradicranota*** Alexander, in part

40 M 1 and M 2 fused (cell m 1 absent) (Fig. 47); male terminalia as in Fig. 55 .... ***Plectromyia*** Osten Sacken
– M 1 and M 2 separate (cell m 1 present) (Fig. 48) ..... ***Rhaphidolabis*** Osten Sacken
Sometimes a supernumerary crossvein present in cell r 1, in *exclusa* Walker.

3.2.3. HEXATOMINAE, key nos. 41–64

41 Antenna with 4–8 flagellomeres; flagellomeres sometimes greatly elongated (Figs. 67–69) **42**
– Antenna of normal shape, with more than 8 (mostly 14) flagellomeres **44**

42 Two branches of M (M 1+2 and M 3) or three (M 1, M 2, and M 3) reaching wing margin; cell dm present (Figs. 56, 57) ..... *Eriocera* Macquart
– Only one branch of M (M 1+2) reaching wing margin; cell dm absent (Figs. 58, 59) . 43

43 R 3+4 not branched (Fig. 58); colouration of body completely black . *Cladolipes* Loew
– R 3+4 branched (Fig. 59) ..... *Hexatoma* Latreille

44 Macrotrichia present in distal wing cells (Fig. 60); when absent, R 2 lacking (some *Phyllolabis* spp.)
..... 45
– No macrotrichia in wing cells except in pterostigmal region when latter present; R 2 present 47

45 R 2 lacking; M 2 fused with M 1 (two branches of M reaching wing margin) (Fig. 60); sternite 9 and tergite 9 of male terminalia fused to form a strikingly large, almost spherically swollen ring (Fig. 65) ..... *Phyllolabis* Osten Sacken
– R 2 present, although sometimes very faint; M 1 and M 2 mostly separate (three branches of M reaching wing margin) (Fig. 61); male terminalia not with such a large swollen ring of fused tergite and sternite 46

46 Inner division of gonostylus in male terminalia deeply bilobed; hind margin of tergite 9 with a deeply incised medial projection (Fig. 66) ..... *Adelphomyia* Bergroth
1 sp., *punctum* Meigen
– Inner division of gonostylus in male terminalia not or only slightly bilobed; hind margin of tergite 9 without such a deeply incised medial projection (Fig. 63) .....
..... *Oxyrhiza* De Meijere

47 Supernumerary crossvein in distal part of cell c (Fig. 62); wing patterned with ring-like markings; antenna with 13 flagellomeres (basal two flagellomeres more or less fused); male terminalia as in Fig. 64 ..... *Epiphragma* Osten Sacken
1 sp., *ocellaris* Linnaeus
– No supernumerary crossvein in cell c; wing pattern, when present, without ring-like markings; antenna with 14 flagellomeres 48

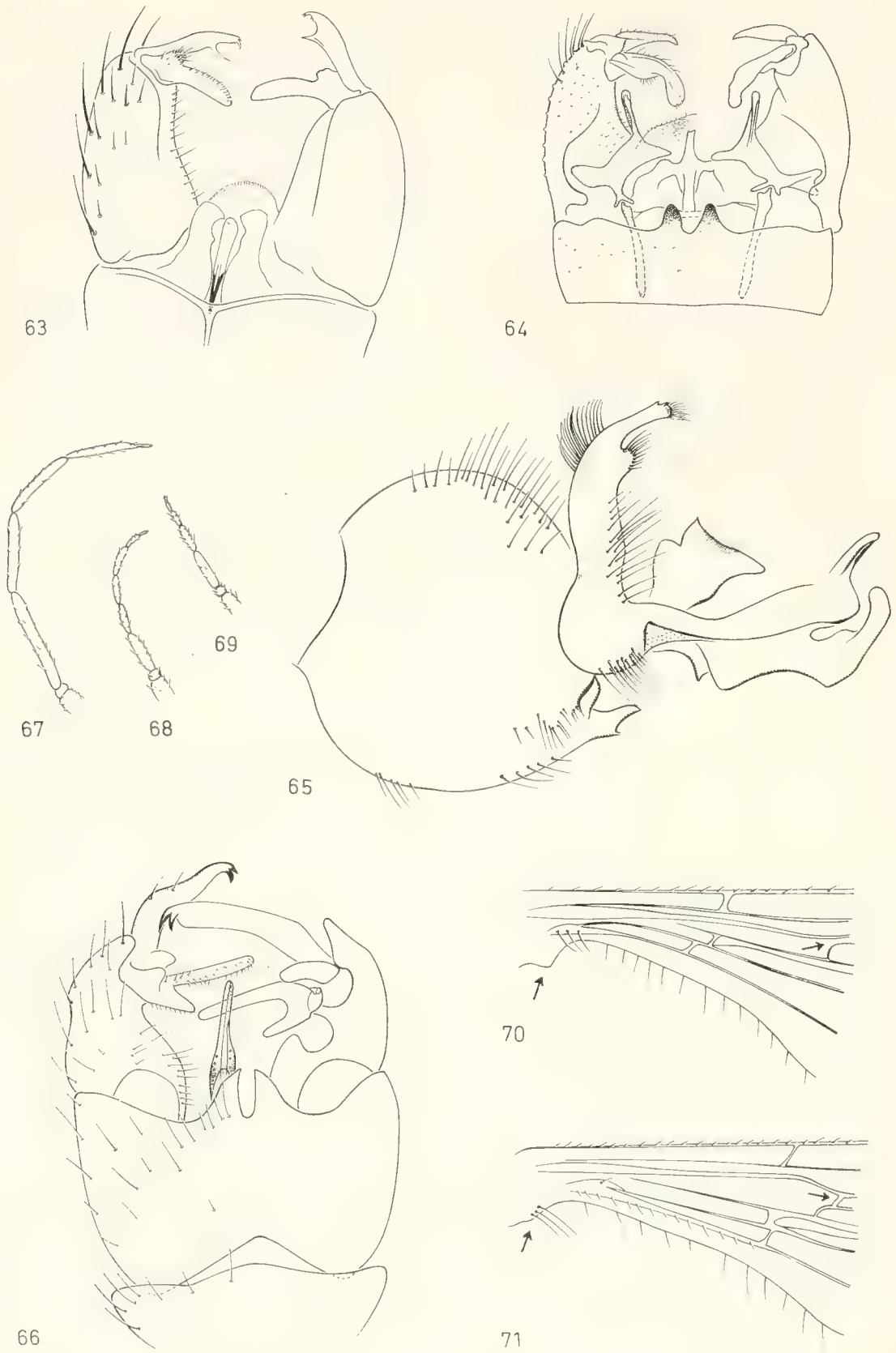
48 Wing with MA (arculus, anterior branch of vein M) absent (Fig. 70) 49
– Wing with MA present (Fig. 71) 52

49 CuA 1 joining M at or close to fork of M (base of cell dm); R 2+3+4 shorter than 1/5 length of anterior branch of Rs (R 2+3 + R 3) (Fig. 72); male terminalia mostly very elongate, curved upwards; proctiger partly sclerotized (Figs. 84, 85) 50
– CuA 1 joining M at about opposite half length of cell dm; R 2+3+4 at least 1/3 length of anterior branch of Rs (Figs. 73, 76); male terminalia not curved upwards and not very elongate; proctiger not sclerotized (Figs. 78, 79) 51

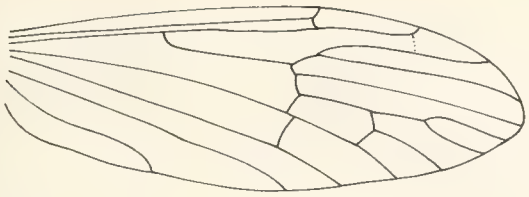
50 Gonostylus of male terminalia divided; both inner and outer division simple, elongate and continuing the direction of the gonocoxite (Fig. 84) .... *Dactylolabis* Osten Sacken
– Gonostylus of male undivided; its single division swollen, bilobed, perpendicular on the direction of the gonocoxite (Fig. 85) ..... *Coenolabis* Savchenko

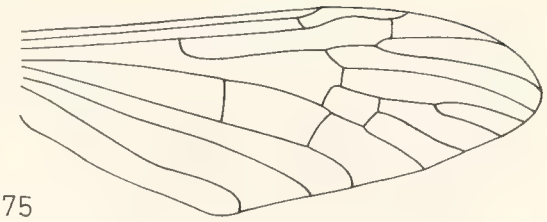
51 Antenna of male greatly elongate, when bent backwards reaching as far as base of abdomen or even farther; R 2+3+4 about as long as anterior branch of Rs (R 2+3 + R 3) (Fig. 76); gonocoxite of male terminalia with a ventro-medial projection; two pairs of parameres, outer ones in form of black, heavy spines (Fig. 79) . *Archilimnophila* Alexander
– Antenna of male not so elongate; R 2+3+4 short, at most half as long as anterior branch of Rs (Fig. 73); gonocoxite of male terminalia without a ventro-medial projection; one pair of weak parameres (Fig. 78) ..... *Austrolimnophila* Alexander

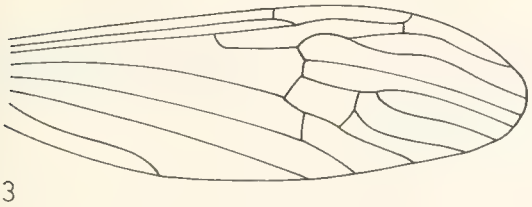
52 Head strongly narrowed and prolonged posteriorly; antepronotum with sides of anterior margin produced forward (Fig. 80); wing as in Fig. 8 *Pseudolimnophila* Alexander
– Head mostly rounded posteriorly; when head narrowed behind, sides of anterior margin of antepronotum not produced forward (Figs. 81, 82) 53

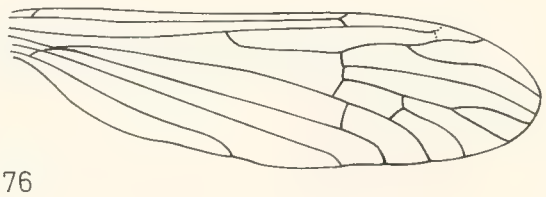


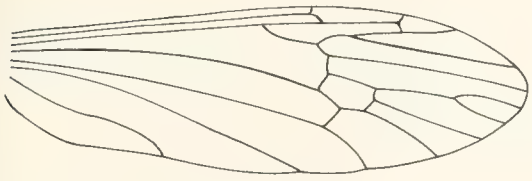
Figs. 63–71. – Figs. 63–66. Male terminalia. -63. *Oxyrhiza ecalcarata* Edw., dorsal view; -64. *Epiphragma ocellaris* L., dorsal view.; -65. *Phyllolabis lindneri* Mannh., lateral view; -66. *Adelphomyia punctum* Mg., dorsal view. – Figs. 67–68. Antennae of *Eriocera cimicoides* Scop. -67. male, -68. female. – Fig. 69. Antenna of *Hexatoma burmeisteri* Loew, female. – Figs. 70–71. Base of wing. -70. *Austrolimnophila* sp., -71. *Pilaria* sp. – After Starý & Rozkošný (Fig. 63), Thomas & Vaillant (Fig. 64), Mannheims (Fig. 65), De Meijere (Fig. 66), Slípka (Figs. 67–69), and Edwards (Figs. 70, 71).

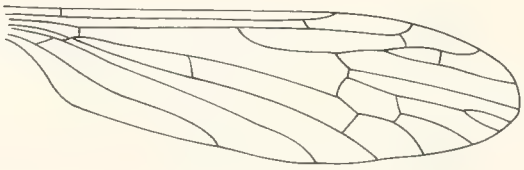

72

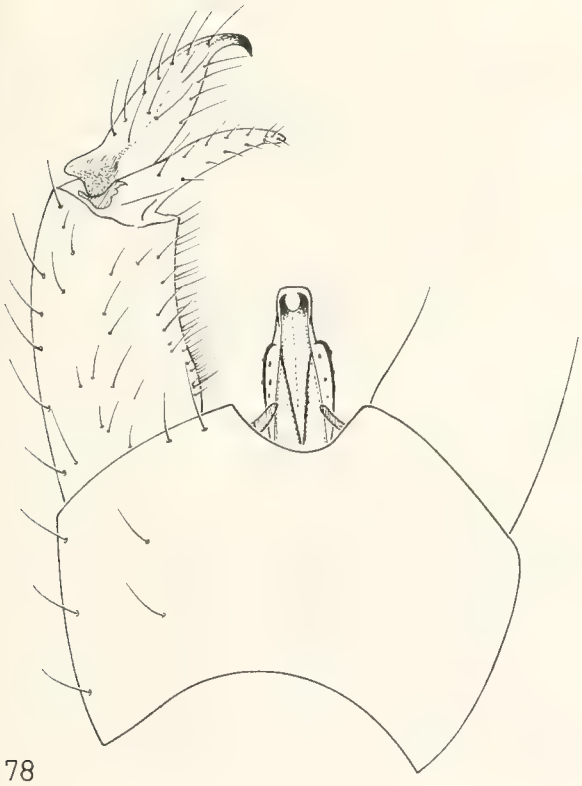

75


73


76

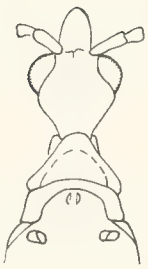

74


77


78

79

80


81

82

Figs. 72–82. – Figs. 72–77. Wings. -72. *Dactylolabis transversa* Mg., -73. *Austrolimnophila ochracea* Mg., -74. *Phylidorea fulvonervosa* Schumm., -75. *Eloeophila maculata* Mg., -76. *Archilimnophila harperi* Alex., -77. *Afrolimnophila minima* Sav. – Figs. 78–79. Male terminalia. -78. *Austrolimnophila ochracea* Mg., dorsal view.; -79. *Archilimnophila harperi* Alex., dorsal view. – Figs. 80–82. Dorsal view of head and anterior part of thorax. -80. *Pseudolimnophila* sp., -81. *Limnophila* sp., -82. *Pilaria* sp. – After Slípka & Starý (Figs. 72–75), Mendl (Figs. 76, 77, 79), Starý (Fig. 78) and Edwards (Figs. 80–82).

53 Squama with macrotrichia (Fig. 71); antenna with basal flagellomeres bearing verticillar hairs that are at least two times longer than single flagellomeres; wing mostly with pterostigmal macrotrichia ..... ***Pilaria*** Sintenis

– Squama without macrotrichia; verticillar hairs of basal flagellomeres at most twice longer than single flagellomeres; wing without pterostigmal macrotrichia **54**

54 Supernumerary crossvein in cell bm (Figs. 75, 77) **55**

– No supernumerary crossvein in cell bm (Fig. 74) **57**

55 Besides supernumerary crossvein in cell bm also a supernumerary crossvein present in cell r3 (Fig. 77); male terminalia as in Figs. 86, 87 ..... ***Afrolimnophila*** Alexander
1 sp.,? *minima* Savchenko (see MENDL, 1979)

– No supernumerary crossvein present in cell r3 ..... **56**

56 Wing with dark spots that are arranged to form two more or less complete transverse bands; outer division of gonostylus in male terminalia not flattened, the outer margin not serrated (Fig. 83); antenna of male longer than that of female; female of some spp. brachypterous ..... ***Idioptera*** Macquart, in part
Supernumerary crossvein in cell bm sometimes lacking in one or both wings

– Wing spotted, but spots mostly not arranged to form transverse bands; outer division of gonostylus mostly flattened, heavily sclerotized, the outer margin of it distally serrated (Fig. 88); antenna short in both sexes; female not brachypterous . ***Eloeophila*** Rondani

57 Body size very large, wing length 15 mm or more; legs stoutly built .....
..... ***Eutonia*** Van der Wulp
1 sp., *barbipes* Meigen

– Body size smaller, wing length not exceeding 15 mm **58**

58 M1 and M2 fused (two medial veins reaching wing margin); outer division of gonostylus of male terminalia much longer than the inner one, with the apex simple or bidentate (Fig. 89) ..... ***Prionolabis*** Osten Sacken, in part

– M1 and M2 separate (three medial veins reaching wing margin) (Fig. 74) **59**

59 Antenna of male very elongate, about three times longer than thorax; colouration of body all black; wing tinged yellowish, 11–12 mm in length .....
..... ***Prionolabis*** Osten Sacken, in part
1 sp., *longeantennata* Strobl

– Combination of characters not as above **60**

60 Terminal section of R1 short, subequal in length to R2, not in alignment with R1 (Fig. 74) **61**

– Terminal section of R1 longer than R2, and in alignment with R1 ..... **63**

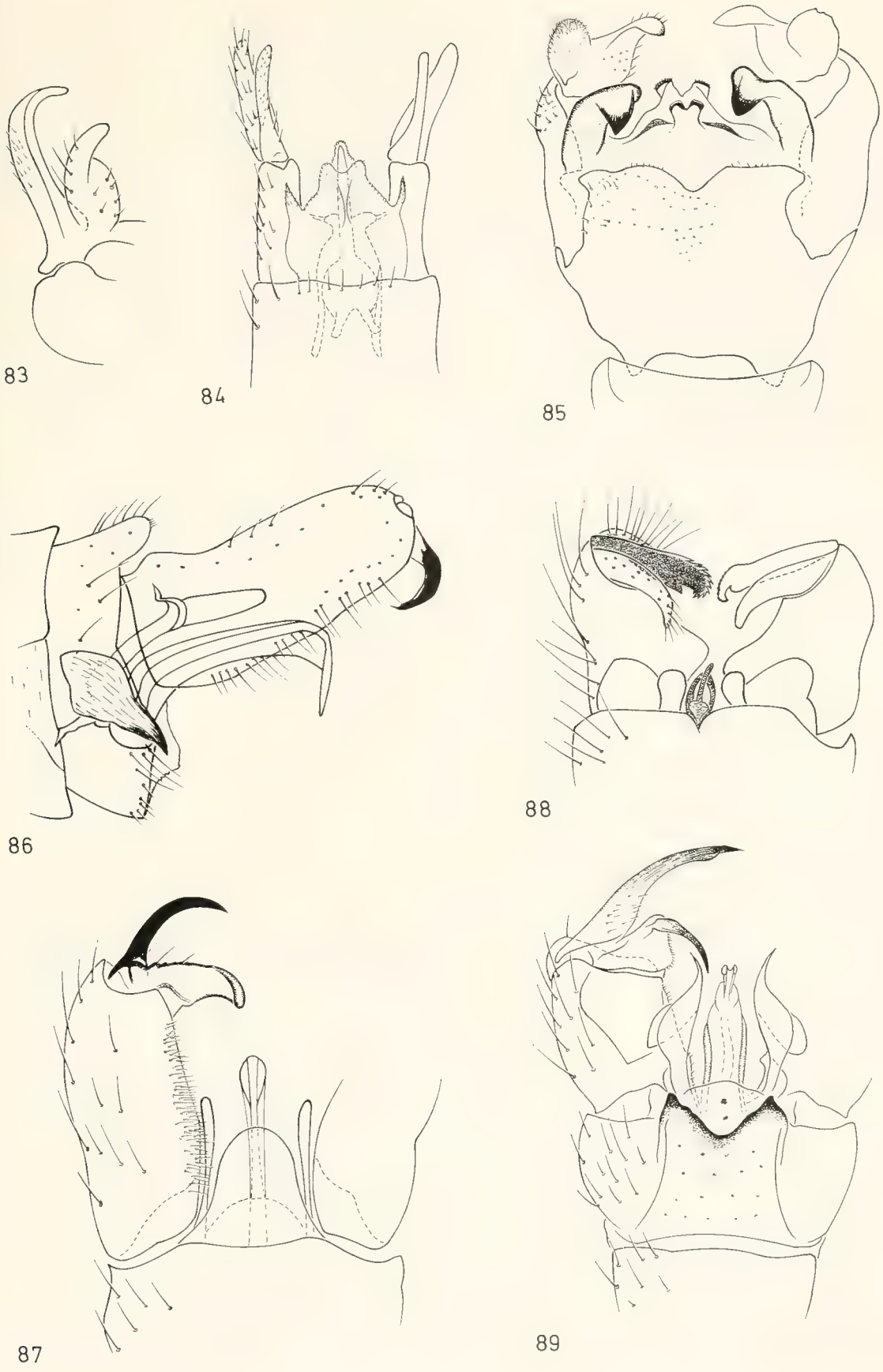
61 Wing with rather large spots, more or less arranged in transverse bands; outer division of gonostylus of male terminalia in form of a sharp-pointed hook, inner division broadened, plate-like; aedeagus long and slender, curved ventrally (Figs. 86, 87)
..... ***Afrolimnophila*** Alexander
1 sp., *minima* Savchenko

– Apart from a pterostigmal darkening, which is clearly present or not, no or only a few spots on wing; gonostylus and aedeagus of male terminalia not as above (Figs. 93, 94)
..... **62**

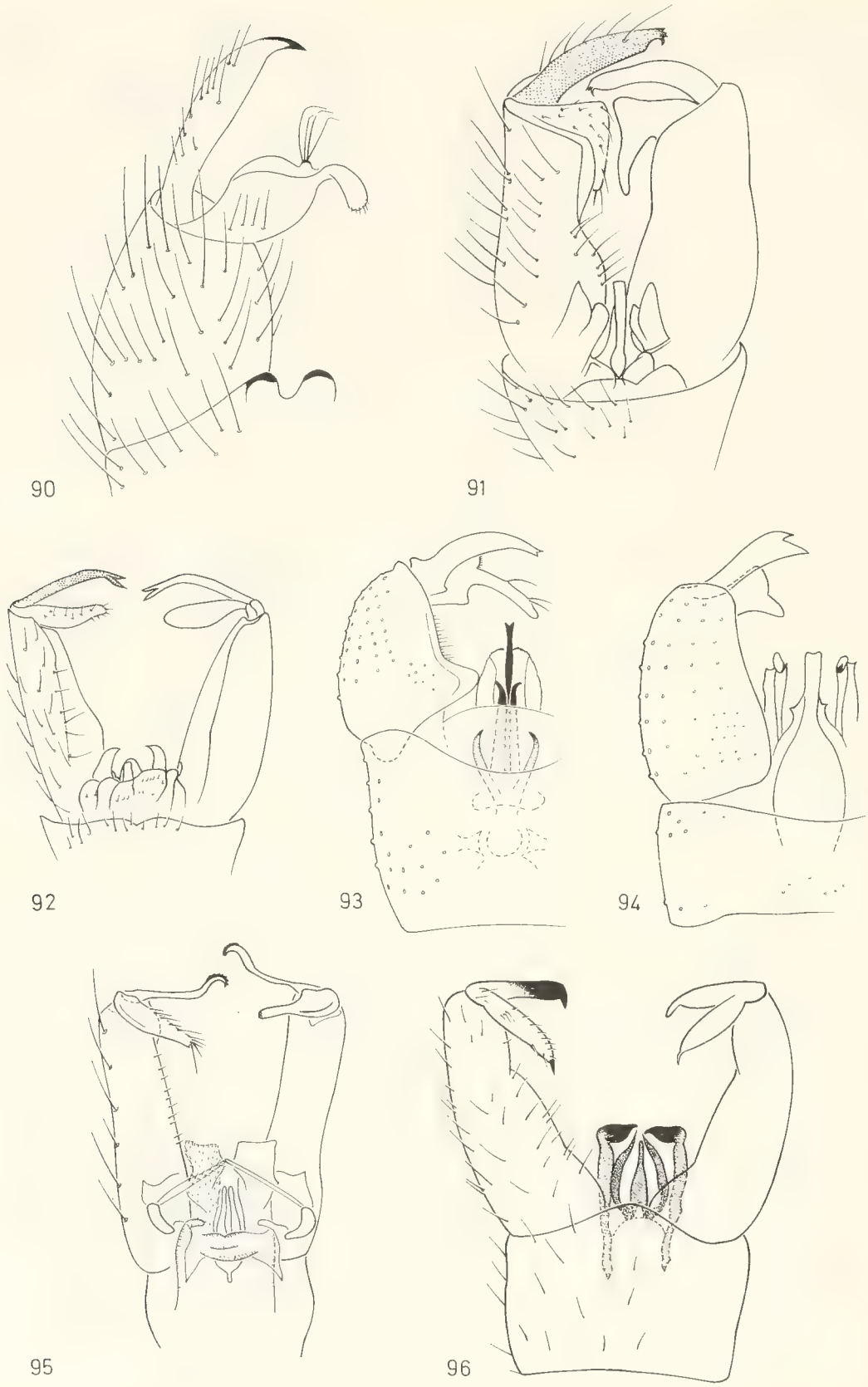
62 Aedeagus simple (Fig. 97) ..... ***Phylidorea*** Bigot, in part

– Aedeagus trifid (Figs. 98, 99) ..... ***Euphylidorea*** Alexander
This is not an easy character. Sometimes the aedeagus has only three short teeth at its apex (e. g. in *fulvonervosa* Schummel), in other cases the ramifications are much longer (e. g. in *meigeni* Verrall). Parameres running close to the aedaegus might be confused with ramifications of the aedeagus

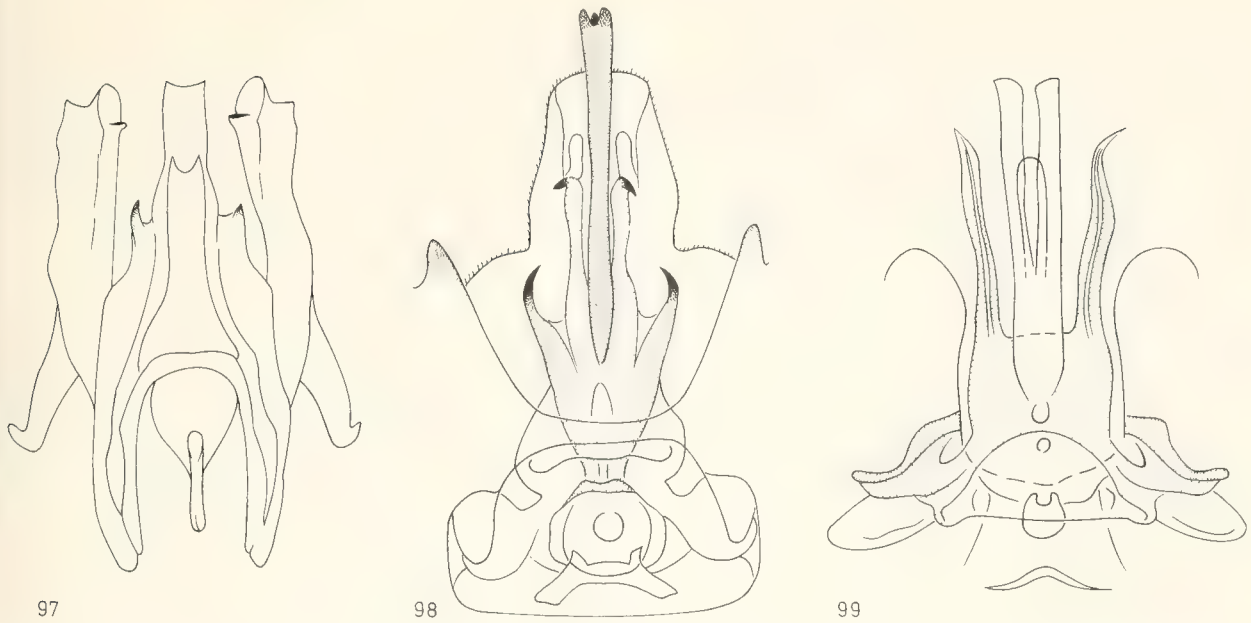
63 Head narrowed posteriorly (but, as opposed to the situation in *Pseudolimnophila*, sides of anterior margin of antepronotum not produced forward) (Fig. 81); wing mostly with



Figs. 83–89. Male terminalia. -83. *Idioptera pulchella* Mg., gonostyle; -84. *Dactylolabis denticulata* Bergr., dorsal view; -85. *Coenolabis aberrans* Sav., dorsal view; -86. *Afrolimnophila minima* Sav., lateral view; -87. idem, dorsal view; -88. *Eloeophila trimaculata* Zett., dorsal view; -89. *Prionolabis subcognata* Sav., dorsal view. – After Edwards (Fig. 83), Starý & Rozkošný (Fig. 84), Savchenko (Figs. 85, 87, 89), Mendl (Fig. 86), and De Meijere (Fig. 88).



Figs. 90–96. Male terminalia. -90. *Limnophila punctata* Schrank, tergite 9 and gonopod; -91. *Neolimnomyia batava* Edw., dorsal view; -92. *Brachylimnophila adjuncta* Walk., dorsal view.; -93. *Euphylidorea fulvonervosa* Schumm., ventral view; -94. *Phylidorea abdominalis* Staeg., ventral view; -95. *Neolimnophila carteri* Tonn., dorsal view.; -96. *Crypteria limnophiloides* Bergr., dorsal view. – After Theowald (Fig. 90), De Meijere (Figs. 91, 92), Thomas, Vaillant & Brunhes (Figs. 93, 94), Starý & Rozkošný (Fig. 95), and Krzemiński (Fig. 96).



Figs. 97–99. Aedeagal complex, ventral view. -97. *Phylidorea abdominalis* Staeg., -98. *Euphylidorea fulvonervosa* Schumm., -99. *Euphylidorea meigeni* Verr. – After Thomas, Vaillant & Brunhes.

numerous small, dark spots; outer division of gonostylus of male terminalia at the apex plain (Fig. 90) ..... ***Limnophila*** Macquart

– Head rounded posteriorly; wing, apart from pterostigmal region, unpatterned; apex of outer division of gonostylus bifid or slightly serrated at the outer margin (Figs. 91, 92) **64**

64 Prescutal pits small; tuberculate pits clearly separated; Sc 1 joining C distally to fork of Rs; R 2 clearly present; outer division of gonostylus of male terminalia bifid at the apex (Fig. 92) ..... ***Brachylimnophila*** Alexander

– Prescutal pits large; tuberculate pits large and mostly united to form a shining patch near anterior margin of prescutum; Sc 1 joining C about opposite of fork of Rs or proximally to that point; R 2 often faintly indicated; apex of outer division of gonostylus finely serrated at the outer margin (Fig. 91) ..... ***Neolimnomyia*** Séguy.

3.2.4. ERIOPTERINAE, key nos. 65–101

65 M 1 and M 2 separate, three branches of M reaching wing margin (Figs. 1, 100) **66**

– M 1 fused with M 2, two branches of M reaching wing margin (Fig. 9) **67**

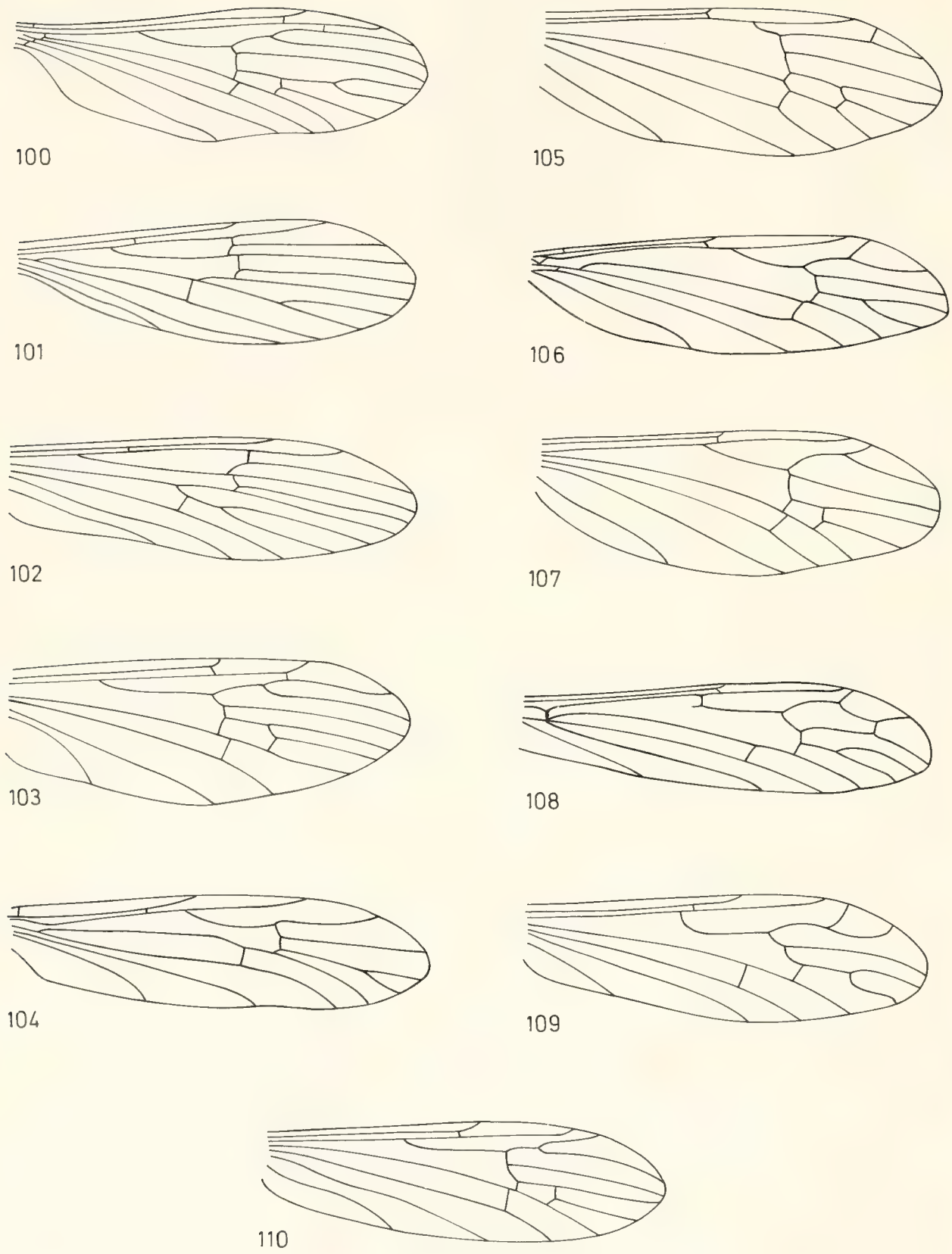
66 Sc 1 and Sc 2 subequal in length; anterior branch of Rs (R 2+3 + R 3) about as long as R 2+3+4 (Fig. 1); gonocoxite of male terminalia with a least one long, dark thorn (interbase) near its base (Fig. 95), coxa 2 and coxa 3 close together (Fig. 115) .... ***Neolimnophila*** Alexander

– Sc 1 longer than Sc 2; anterior branch of Rs much longer than R 2+3+4 (Fig. 100); gonocoxite of male terminalia without long thorns at its base (Fig. 96); coxa 2 and coxa 3 more widely separated (Fig. 117) ..... ***Crypteria*** Bergroth
1 sp., *limnophiloides* Bergroth

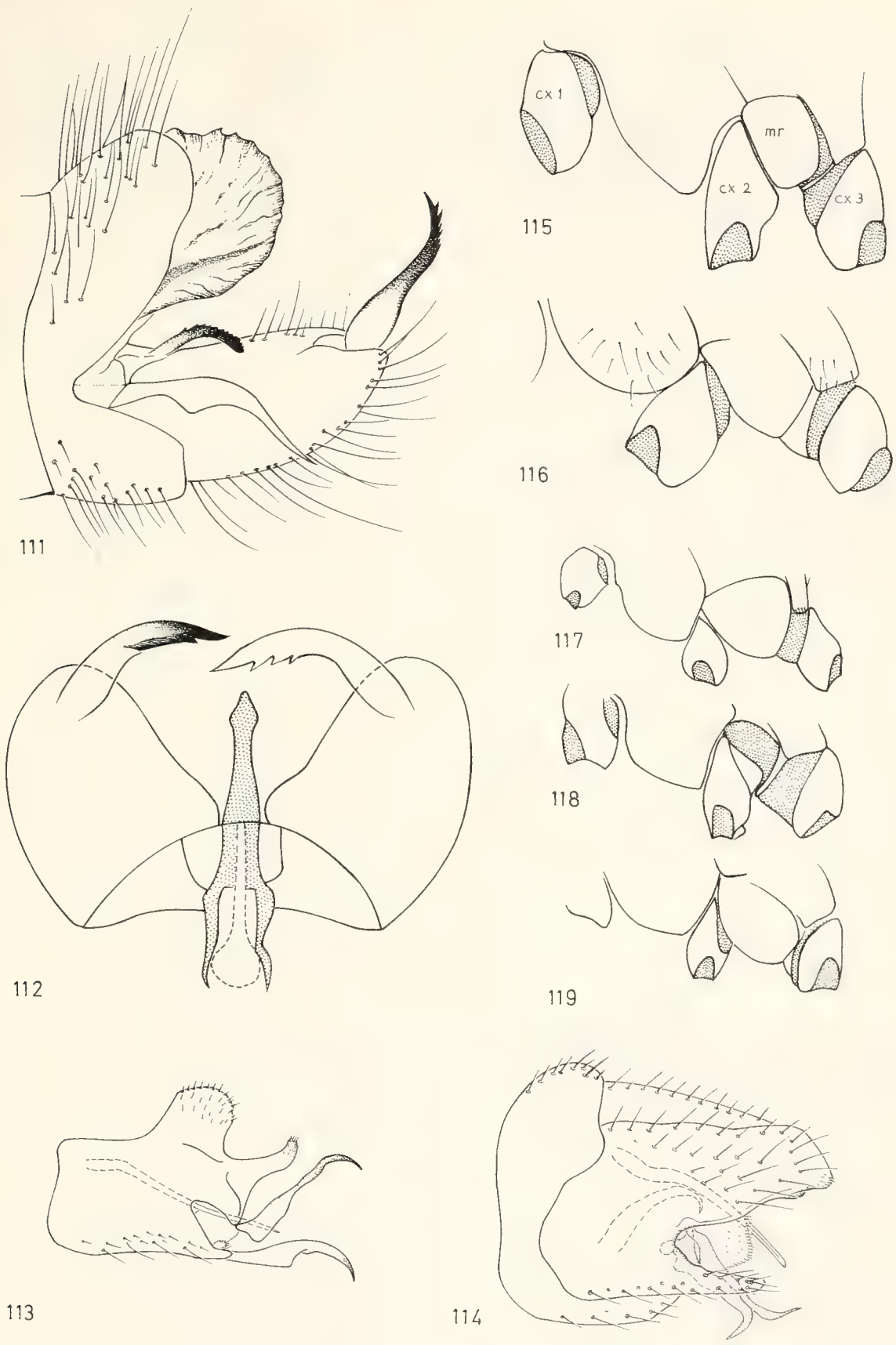
67 Rs forking into R 2+3 and R 4+5 (lower branch of Rs forked); basal section of CuA 1 uniting with M near mid-length or even proximal to mid-length of wing (Figs. 101, 102) **68**

– Rs forking into R 2+3+4 and R 5 (upper branch of Rs forked); basal section of CuA 1 uniting with M considerably distal to mid-length of wing (Fig. 9) **69**

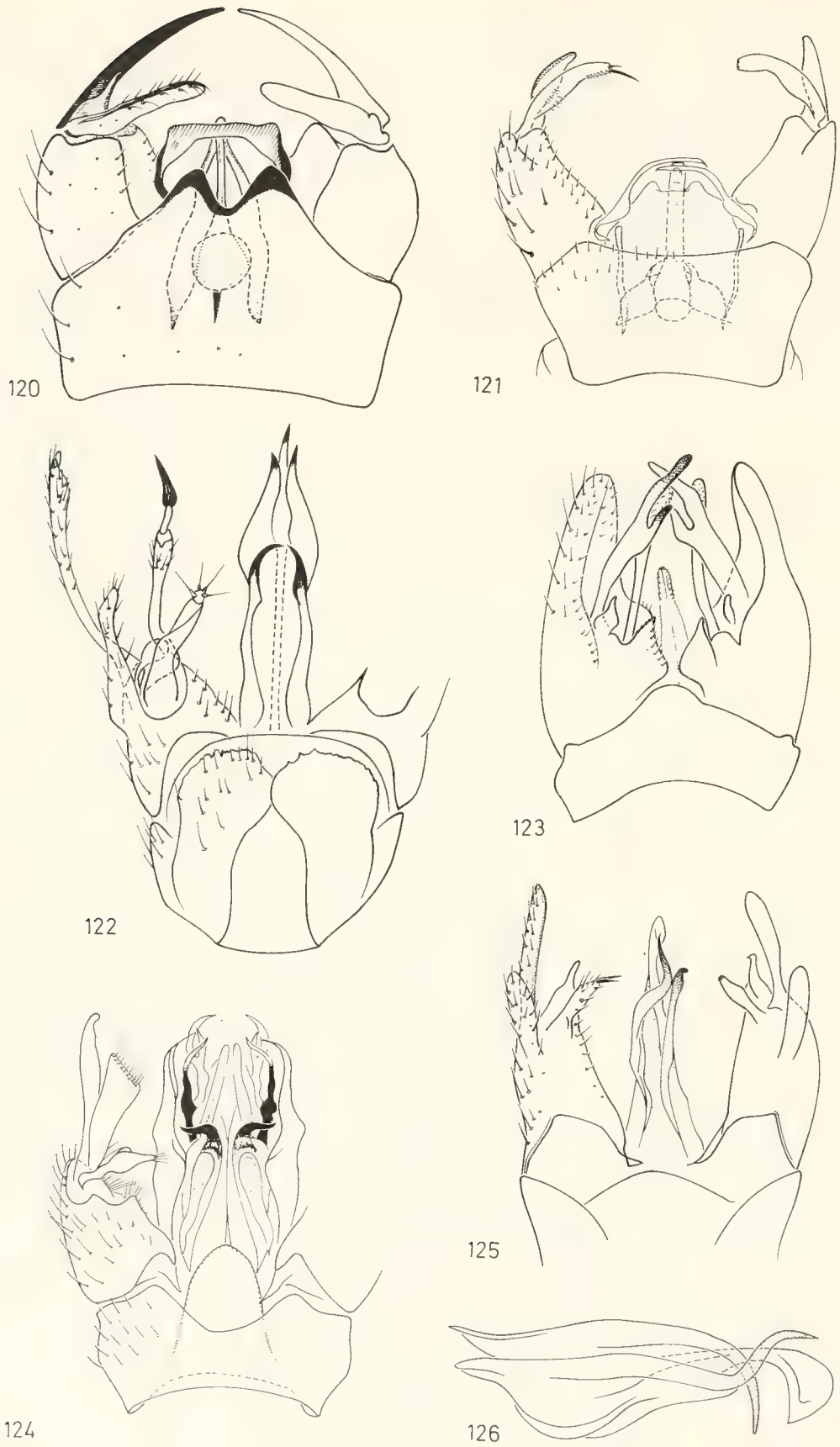
68 Cell a 2 short and very narrow, no anal angle present (Fig. 101); whole body, including postnotum, with numerous long setae; wing membrane with macrotrichia, even if some-



Figs. 100–110. Wings. -100. *Crypteria limnophiloides* Berg., -101. *Dasymolophilus murina* Mg., -102. *Molophilus* sp., -103. *Lipsothrix errans* Walk., -104. *Ptilostenodes omissa* Lacksch., -105. *Prolipophleps abbreviata* Loew, -106. *Idiocerodes diabarica* Sav., -107. *Gonomyia tenella* Mg., -108. *Euptilostena jucunda* Loew, -109. *Idiocera pulchripennis* Loew, -110. *Protogonomyia limbata* v. Ros. – After Edwards (Fig. 100), Slípka & Starý (Figs. 101–103, 105, 107, 109, 110), Lackschewitz (Fig. 104), and Savchenko (Figs. 106, 108).



Figs. 111–119. – Figs. 111–114. Male terminalia. -111. *Dasymolophilus murina* Mg., lateral view; -112. idem, dorsal view; -113. *Molophilus lackschewitzianus* Alex., lateral view; -114. *Molophilus medius* De Meij., lateral view. – Figs. 115–119. Inferior part of thoracic pleura, with coxa 2 and coxa 3. -115. *Neolimnophila* sp., -116. *Erioptera* sp., -117. *Crypteria* sp., -118. *Gonomyia* sp., -119. *Rhabdomastix* sp. – After Schmid (Fig. 111), Krzemiński (Fig. 112), Starý & Rozkošný (Figs. 113, 114), and Edwards (Figs. 115–119).



Figs. 120–126. Male terminalia. -120. *Gnophomyia lugubris* Zett., dorsal view; -121. *Lipsothrix errans* Walk., dorsal view; -122. *Idiocerodes diabarica* Sav., dorsal view; -123. *Ptilostenodes omissa* Lacksch., ventral view; -124. *Teuchogonomyia edwardsi* Lacksch., dorsal view; -125. *Gonomyia bifida* Tonn., dorsal view; -126. idem, aedeagus, lateral view. – After Starý (Fig. 120), Starý & Rozkošný (Figs. 121, 123, 125, 126), and Savchenko (Figs. 122, 124).

times a few of them; gonostylus of male terminalia undivided (Figs. 111, 112); body size very small, wing at most 3 mm in length ..... *Dasymolophilus* Goetghebuer

– Cell a2 long and broad, anal angle present (Fig. 102); veins of wings with numerous long setae; setae sometimes present on other parts of body, but not on postnotum; wing membrane without macrotrichia; gonostylus of male terminalia with two divisions, of which one sometimes reduced to a knob-like projection (Figs. 113, 114); body size larger, wing at most 8 mm in length ..... *Molophilus* Curtis, in part

69 Coxa 2 and coxa 3 only slightly separated by meral region; meron small, not exceeding coxa in diameter (Fig. 118) 70

– Coxa 2 and coxa 3 widely separated by a large meron; meron subequal to or larger than coxa (Figs. 116, 119) 80

70 R2 present (Fig. 103) 71

– R2 absent (Figs. 104–110) 72

71 Sc1 and Sc2 subequal in length; R2 near tip of R1 (Fig. 103); hind margin of tergite 9 in male plain (Fig. 121) ..... *Lipsothrix* Loew

– Sc1 longer than Sc2; R2 distinctly proximal to tip of R1+2; hind margin of tergite 9 in male deeply incised (Fig. 120) ..... *Gnophomyia* Osten Sacken

72 Rs two-branched (three branches of R reaching wing margin) (Fig. 104); male terminalia as in Fig. 123 ..... *Ptilostenodes* Alexander
1 sp., *omissa* Lackschewitz

– Rs three-branched (four branches of R reaching wing margin) 73

73 Wing with MA (arculus) absent 74

– Wing with MA present 77

74 Rs very short; Sc1 ending far before origin of Rs, the distance between these two points at least as long as Rs; R3 and R4 forming an angle of nearly 90° (Fig. 105) .... *Prolipophleps* Savchenko

– Rs longer; Sc1 ending about opposite origin of Rs or beyond this point (when Sc1 ends before the origin of Rs, then the distance between these two points is considerably shorter than the length of Rs); angle between R3 and R4 mostly far less then 90° (Figs. 106, 107) 75

75 Cell dm absent (Fig. 106); male terminalia as in Fig. 122 ..... *Idiocerodes* Savchenko
1 sp., *diabarica* Savchenko

– Cell dm present (Fig. 107) 76

76 Gonocoxite of male terminalia without a dorsal lobe at its distal end; aedeagus very large and complex in structure, always symmetrical (Fig. 124) . *Teuchogonomyia* Alexander

– Gonocoxite of male terminalia with a dorsal, fleshy lobe at its distal end; aedeagus not very large and mostly asymmetrical (Figs. 125, 126) ..... *Gonomyia* Meigen

77 Basal section of CuA1 joining M before fork of M, at a distance of at least its own length; cell r3 small; R4 less than two times longer than R2+3+4; cell dm absent (Figs. 108, 109) 78

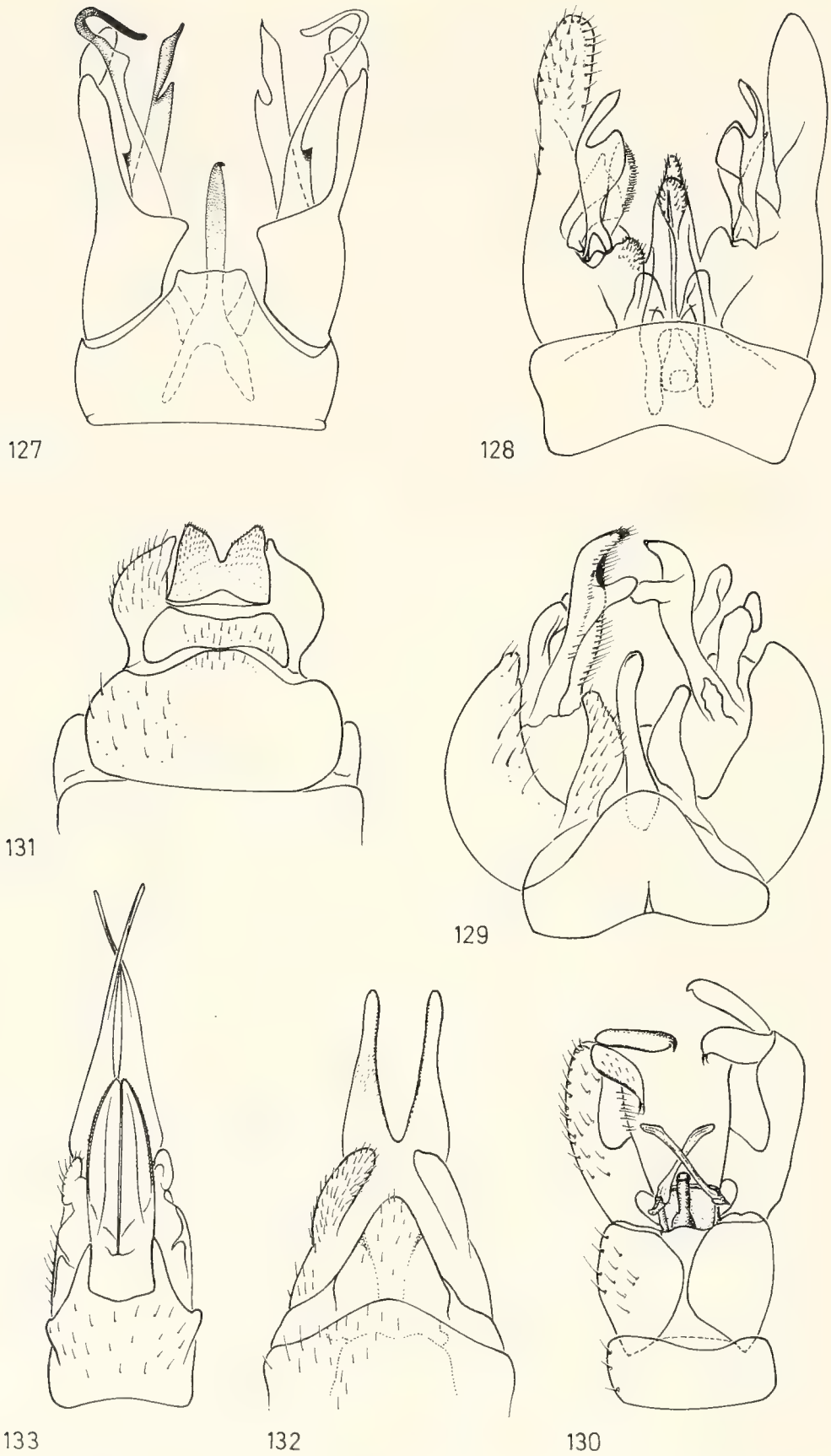
– Basal section of CuA1 joining M hardly before fork of M, at a distance of less than its own length; cell r3 large; R4 at least two times longer than R2+3+4; cell dm present or absent (Fig. 110) 79

78 Supernumerary crossvein in cell r4 (Fig. 108); gonostylus of male terminalia with two divisions (Fig. 127) ..... *Euptilostena* Alexander

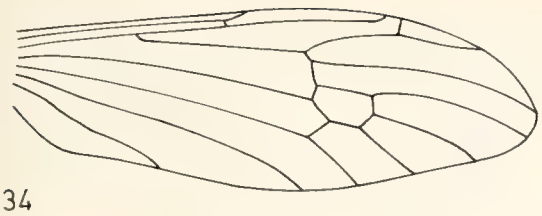
– No supernumerary crossvein in cell r4 (Fig. 109); gonostylus of male terminalia with three divisions ..... *Idiocera* Dale

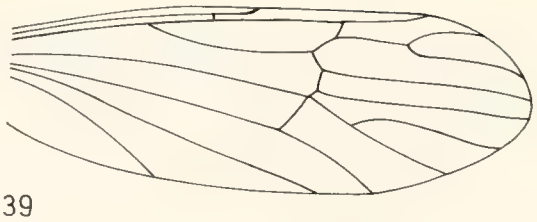
79 Cell dm present (Fig. 110); scutellum yellowish; gonocoxite of male terminalia about as broad as long, not or only hardly produced at apex (Fig. 129); female with cerci and valves of ovipositor shortened or modified (Figs. 131, 132) .... *Protogonomyia* Alexander

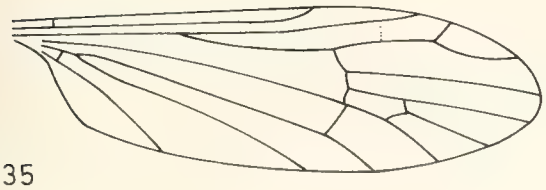
– Cell dm absent; scutellum dark; apex of gonocoxite strongly produced (Fig. 128); cerci and valves of ovipositor normal (Fig. 133) ..... *Ellipteroides* Becker

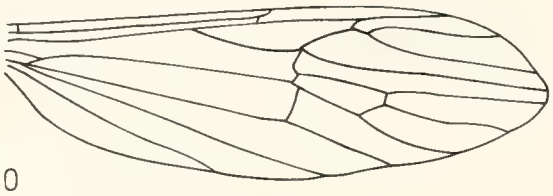


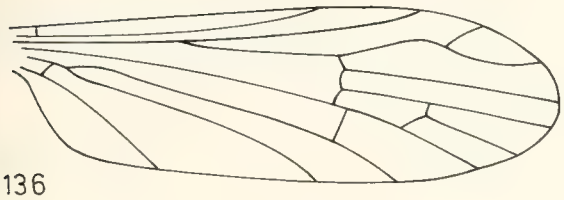
Figs. 127–133. – Figs. 127–130. Male terminalia. -127. *Euptilostena jucunda* Loew, dorsal view; -128. *Ellipteroides lateralis* Macq., ventral view; -129. *Protogonomyia alboscutellata* v. Ros., ventral view; -130. *Sacandaga edwardsi* Tjeder, dorsal view. – Figs. 131–133. Female terminalia. -131. *Protogonomyia limbata* v. Ros., dorsal view; -132. *Protogonomyia alboscutellata* v. Ros., ventral view; -133. *Ellipteroides lateralis* Macq., ventral view. – After Krzemińsky (Fig. 127), Starý & Rozkošný (Figs. 128, 129, 131–133), and Tjeder (Fig. 130).

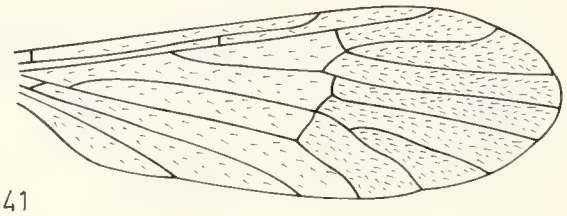

134

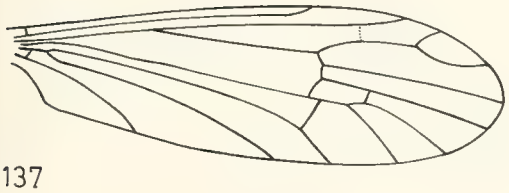

139

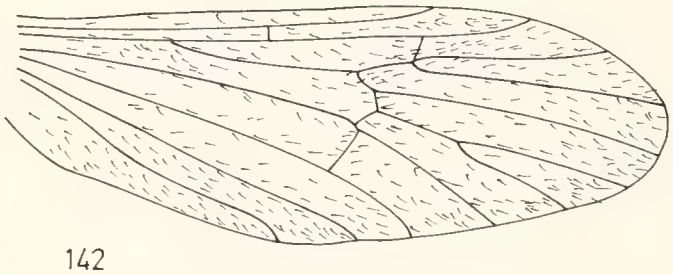

135

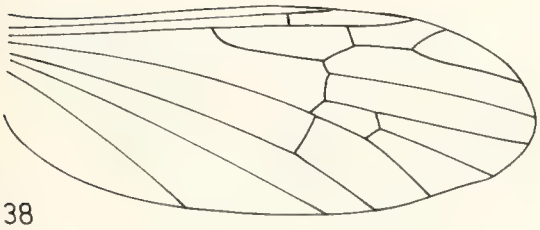

140

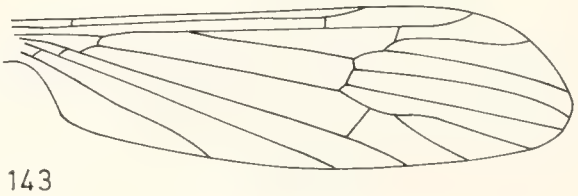

136


141

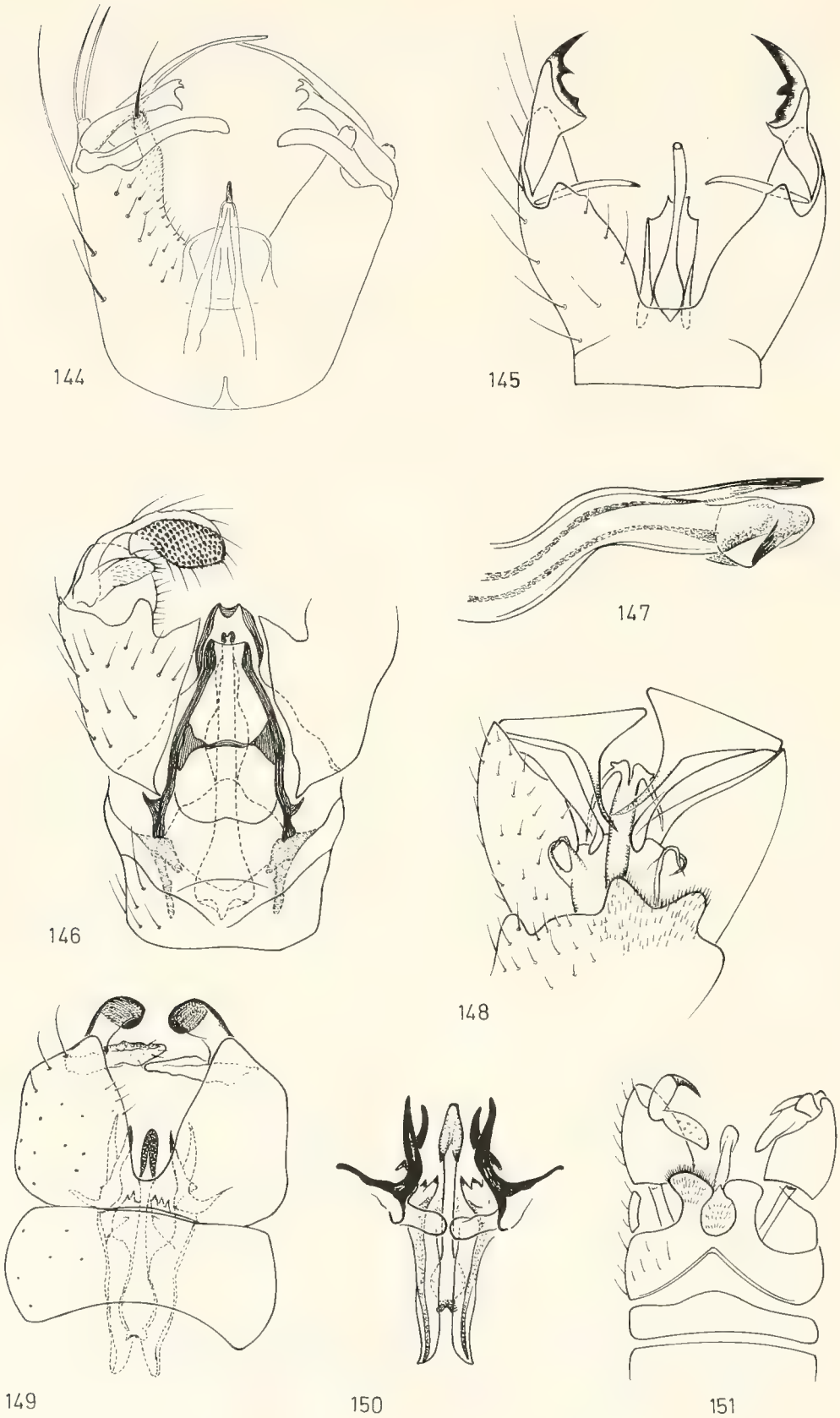

137


142


138


143

Figs. 134–143. Wings. -134. *Sacandaga laeta* Loew, -135, 136. *Sacandaga parva* Siebke, specimens from Iceland; -137. idem, specimen from Lappland; -138. *Gonempeda flava* Schumm., -139. *Empeda cinerascens* Mg., -140. *Cheilotrichia vagans* Sav., -141. *Oreophila longicornis* Sav., -142. *Rhypholophus haemorrhoidalis* Zett., -143. *Baeoura alexanderi* Mendl & Tjeder. – After Slípka & Starý (Figs. 134, 138, 139, 142), Tjeder (Figs. 135–137), Savchenko (Figs. 140, 141), and Mendl & Tjeder (Fig. 143).



Figs. 144–151. Male terminalia. -144. *Empeda cinerascens* Mg., dorsal view; -145. *Gonempeda flava* Schumm., dorsal view; -146. *Scleroprocta sororcula* Zett., dorsal view; -147. idem, aedeagus, lateral view; -148. *Rhypholophus haemorrhoidalis* Zett., ventral view; -149. *Ormosia rostrifera* Sav., dorsal view; -150. idem, aedeagal complex, ventral view; -151. *Ormosia lineata* Mg., ventral view. – After Starý & Rozkošný (Fig. 144), Krzemiński (Fig. 145), Savchenko (Figs. 146, 147), De Meijere (Figs. 148, 151), and Starý (Figs. 149, 150).

80 Cell r3 about as long as or shorter than its petiole (Figs. 134–139) 81
– Cell r3 at least twice longer than its petiole (Fig. 9) 86

81 R2 lacking, R3 short, mostly about 1/3 length of R4 or less (Figs. 134, 136); gonostylus of male terminalia terminal; outer division of gonostylus simple, its outer surface densely spinose; interbase long and slender (Fig. 130) 82
– R2 present (Figs. 135, 137–139) 83

82 Antenna of male strongly elongate, nearly equal in length to remainder of body .... *Palaeogonomyia* Meunier
– Antenna short in both sexes, usually not reaching as far as wing base when bent backwards ..... *Sacandaga* Alexander, in part

83 R4 short, gently curved; Sc2 absent (Figs. 135, 137) ..... *Sacandaga* Alexander, in part
Sometimes in specimens of *parva* Siebke
– R4 long, rather straight; Sc2 present (Figs. 138, 139) 84

84 R3 oblique, straight (Fig. 138); apex of gonocoxite of male terminalia at ventral side produced; outer division of gonostylus strongly dilated and darkened towards its end, with several stout, pointed projections; inner division long and slender; male terminalia not twisted (Fig. 145) ..... *Gonempeda* Alexander
– R3 more longitudinal in position (Fig. 139); gonocoxite of male terminalia with a hairy apical lobe, usually situated between the bases of outer and inner division of gonostylus (Fig. 144); gonostylus not as above; male terminalia twisted through nearly 180° 85

85 Anepimeron completely without hairs; cell dm absent (Fig. 139) (but present in *minima* Strobl and *areolata* Lundström) ..... *Empeda* Osten Sacken
– Anepimeron with hairs, even if only a few of them; cell dm present .... *Cheilotrichia* Rossi, in part

86 Sc1 short, equal or subequal in length to Sc2, ending well before fork of Rs (Fig. 140) .... *Cheilotrichia* Rossi, in part
– Sc1 much longer than Sc2, ending about opposite fork of Rs or beyond (Fig. 9) 87

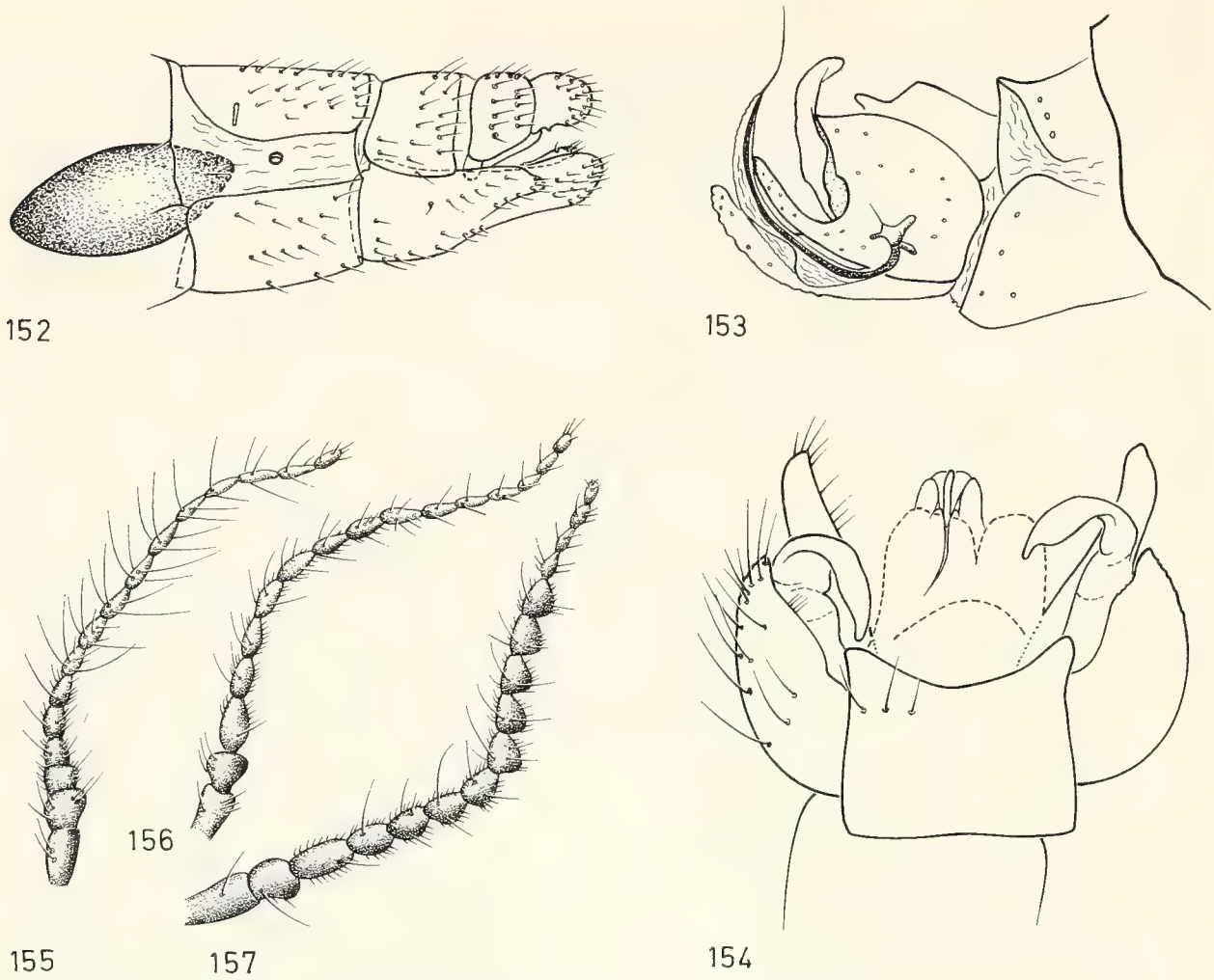
87 Wing membrane with numerous macrotrichia (Fig. 141, 142) 88
– Wing membrane without macrotrichia, setae sometimes present on veins only (Figs. 143, 158–166) 91
When, exceptionally, macrotrichia present in wing cells, then neither male terminalia twisted nor proctiger heavily sclerotized: *Mesocyphona bivittata* Loew

88 Cell dm present; tuberculate pits close to anterior margin of prescutum, and situated proximal to prescutal pits; postnotum without hairs; anal segment (proctiger) heavily sclerotized; aedeagus very large; male terminalia not twisted, tergite 9 occupies its normal, dorsal position (Figs. 146, 147) ..... *Scleroprocta* Edwards
– Cell dm present or absent; tuberculate pits far behind anterior margin of prescutum and hardly proximal to prescutal pits; postnotum with hairs; anal segment (proctiger) not sclerotized; aedeagus small; male terminalia twisted, tergite 9 occupies a lateral to ventral position 89

89 Cell dm lost by atrophy of crossvein m-m, lower branch of M forked (Fig. 141) .... *Oreophila* Lackschewitz
– Cell dm present or absent; when absent, by atrophy of basal section of M3 (Fig. 142) 90

90 Apex of aedeagus divided into two long filaments, mostly bent backwards (Fig. 148) .. .. *Rhypholophus* Kolenati
– Apex of aedeagus simple (Figs. 149–151) ..... *Ormosia* Rondani

91 Apical section of Sc1 short, subequal to basal section of CuA1 (Fig. 143); gonostylus of male terminalia subterminal, with only one division; apex of gonocoxite strongly produced at ventral side; aedeagus mostly strongly curved upwards (Figs. 153, 154); female with cerci and valves of ovipositor very short, fleshy (Fig. 152) .... *Baeoura* Alexander



Figs. 152–157. – Figs. 152–154. *Baeoura alexanderi* Mendl & Tjeder. -152. female terminalia, lateral view; -153. male terminalia, lateral view; -154. idem, dorsal view. – Figs. 155–157. Antennae. -155. *Erioptera gemina* Tjeder, –156. *Symplecta hybrida* Mg., -157. *Trimicra pilipes* Fabr. – After Mendl & Tjeder (Figs. 152–154), and Savchenko (Figs. 155–157).

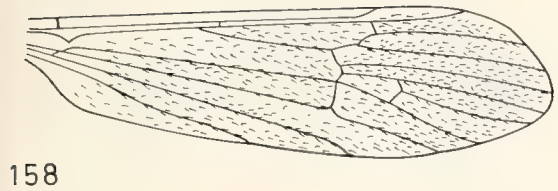
– Apical section of Sc 1 long, approximately three times length of basal section of CuA 1 or even longer; male and female terminalia not as above (Figs. 158–166) **92**

92 Wing cells with numerous macrotrichia; cell dm present (Fig. 158); gonostylus of male terminalia terminal, its divisions subequal in length, narrow; outer division finely serrated at outer margin; inner division with two sharply pointed projections at about mid-length (Fig. 168) ..... ***Mesocyphona*** Osten Sacken, in part
1 sp., *bivittata* Loew

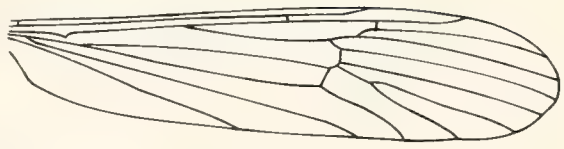
– Wing cells without macrotrichia; combination of other characters not as above **93**

93 Terminal 3–4 flagellomeres rather abruptly smaller than others (Figs. 157); cell dm present; gonocoxite of male terminalia about as long as broad; gonostylus terminal, its divisions about equal in length, slender; outer division of gonostylus ending in a black spine, inner division with tip rounded (Fig. 167) ..... ***Trimicra*** Osten Sacken
1 sp., *pilipes* Fabricius: body size extremely variable, length of wing 6–11 mm; large male individuals with long hairs on tibia 1, tibia 3 and femur 3; these hairs in female and small male individuals short and inconspicuous

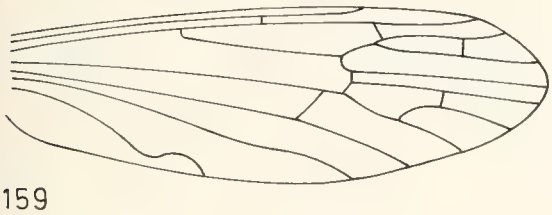
– Terminal flagellomeres gradually and progressively smaller than others (Figs. 155, 156); combination of other characters not as above **94**



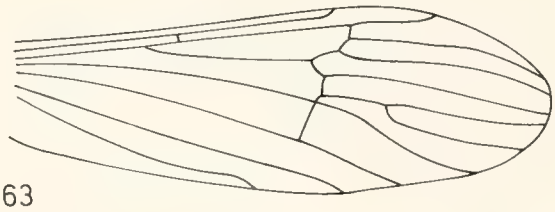
158



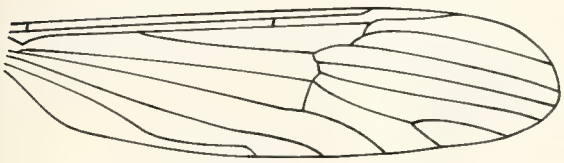
162



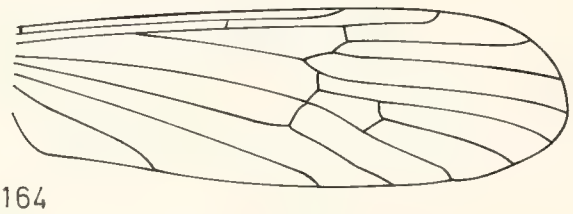
159



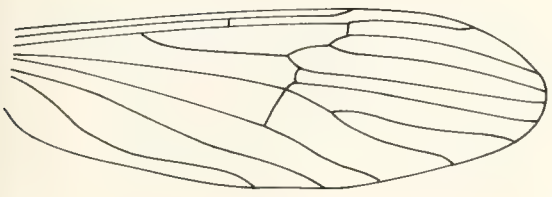
163



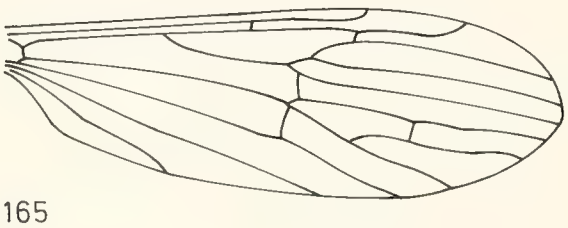
160



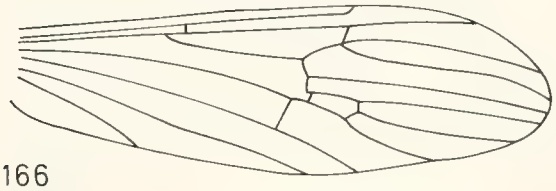
164



161

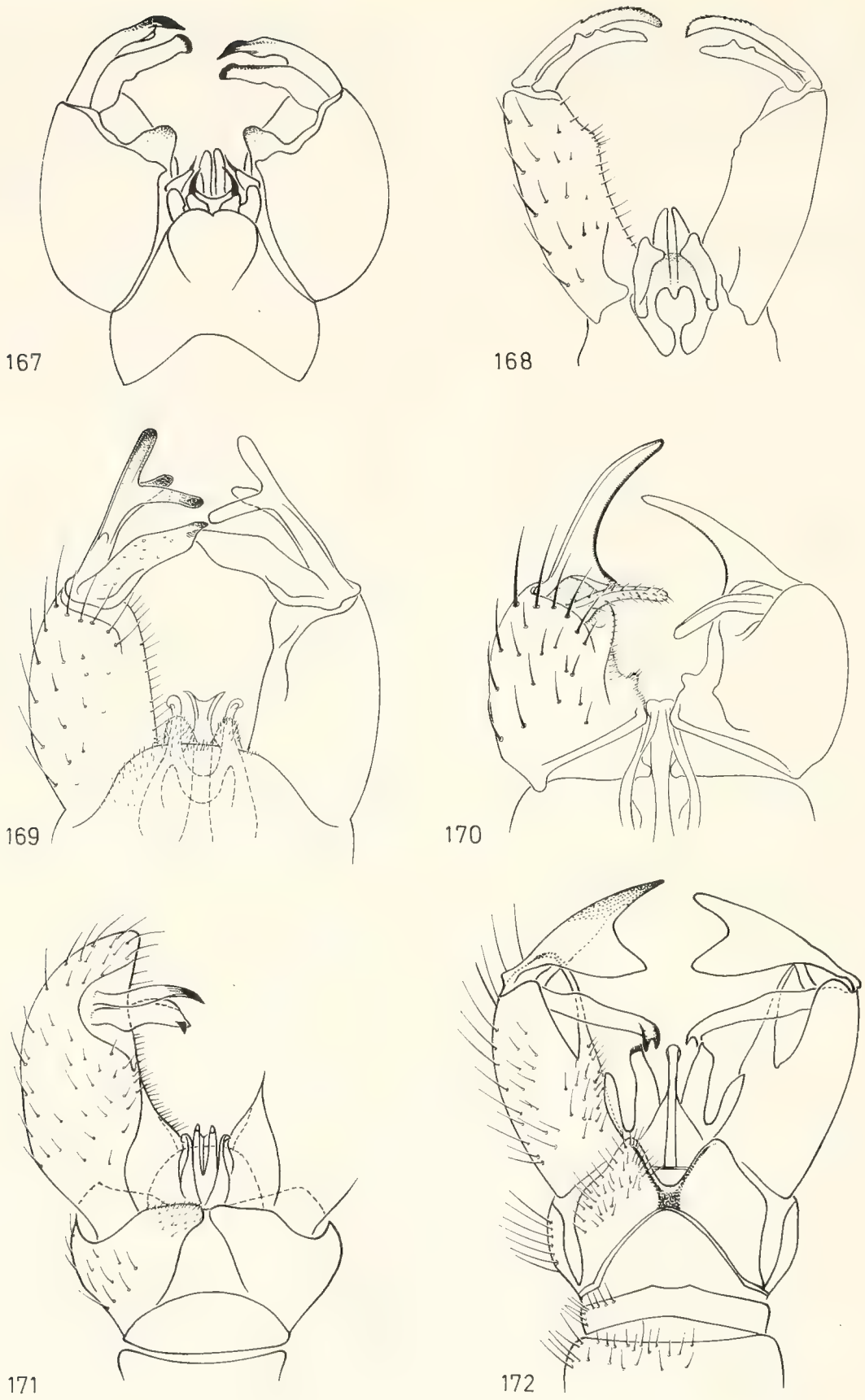


165



166

Figs. 158–166. Wings. -158. *Mesocyphona bivittata* Loew, -159. *Symplecta hybrida* Mg., -160. *Erioconopa diuturna* Walk., -161. *Erioptera lutea* Mg., -162. *Arctoconopa obscuripes* Zett., -163. *Mesocyphona fossarum* Loew, -164. *Psiloconopa pusilla* Schin., -165. *Ilisia maculata* Mg., -166. *Parilisia areolata* Siebke. – After Savchenko (Figs. 158, 160, 162, 164, 165), and Slípka & Starý (Figs. 159, 161, 163, 166).



Figs. 167–172. Male terminalia. -167. *Trimicra pilipes* Fabr., dorsal view; -168. *Mesocyphona bivittata* Loew, ventral view; -169. *Erioptera griseipennis* Mg., dorsal view; -170. *Erioconopa trivialis* Mg., dorsal view; -171. *Psiloconopa alexanderi* Sav., dorsal view; -172. *Arctoconopa lapponica* Tjeder, dorsal view. – After Krzemiński (Fig. 167), Starý & Rozkošný (Figs. 168, 169, 170), Savchenko (Fig. 171), and Tjeder (Fig. 172).

94 Supernumerary crossvein in cell r3, and/or vein A2 strongly sinouos at its distal end; distance between tips of A1 and A2 usually exceeding distance between CuA2 and A1 (Fig. 159) ..... *Symplecta* Meigen
– Combination of characters not as above; when vein A2 sinuous, then distance between tips of A1 and A2 about as long as distance between CuA2 and A1 (Figs. 160–166) . 95

95 A2 long and more or less sinuous, reaching as far as mid-length of wing or even farther; A1 and A2 convergent (Figs. 160, 161) 96
– A2 straight or slightly curved, but not so long, reaching less far than mid-length of wing; A1 and A2 divergent (exception: *Mesocyphona fossarum* Loew) (Figs. 162–166) 97

96 Veins of wing with only a few and short setae; cell dm present or absent (when absent, by atrophy of cross-vein m-m) (Fig. 160); gonostylus of male terminalia subterminal; outer division of gonostylus heavily pigmented, appearing as a stout black spine or triangular blade; inner division fleshy and pale; apex of aedeagus simple; male terminalia twisted through 45–90°, tergite 9 occupies a lateral position (Fig. 170) ..... *Erioconopa* Starý
– Veins of wing with long and numerous setae; cell dm absent by atrophy of cross-vein m-m (Fig. 161); gonostylus of male terminalia not as above; apex of aedeagus bifid; male terminalia not twisted, tergite 9 occupies its normal, dorsal position (Fig. 169) .... *Erioptera* Meigen

97 Cell dm absent (Figs. 162, 163) 98
Cell dm present (Figs. 164–166) 99

98 Cell dm absent by atrophy of crossvein m-m (Fig. 162); tergite 9 of male terminalia mostly longer than broad, deeply emarginate posteriorly; gonocoxite at most two times longer than broad (Fig. 172) ..... *Arctoconopa* Alexander
– Cell dm absent by atrophy of basal section of M3 (Fig. 163); combination of other characters not as above ..... *Mesocyphona* Osten Sacken, in part

99 Male terminalia not twisted, tergite 9 occupies its normal, dorsal position (Fig. 171); wing as in Fig. 164 ..... *Psiloconopa* Zetterstedt
– Male terminalia twisted through nearly 180°, tergite 9 occupies a ventral position . 100

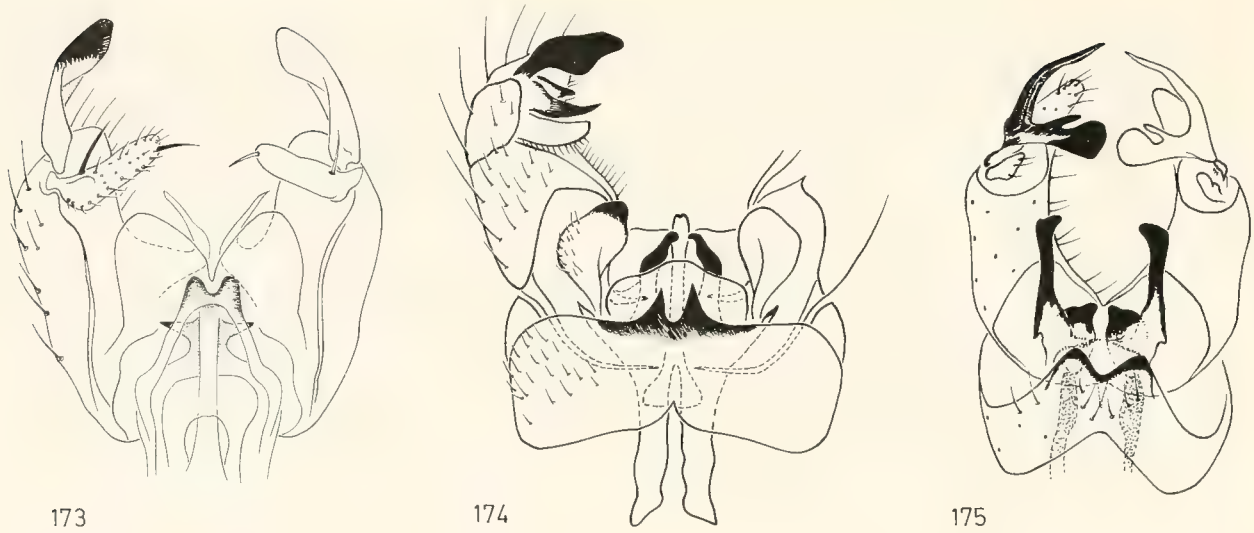
100 Wing spotted; cell dm about as long as cell m1+2 or even longer (Fig. 165); outer division of gonostylus of male terminalia simple, without projections (Fig. 173); female with valves of ovipositor very elongate, reaching as far as apices of cerci or even farther .... *Ilisia* Osten Sacken
– Wing unspotted, or with only a few very small spots near margin and cord of wing; cell dm distinctly shorter than cell m1+2 (Fig. 166); outer division of gonostylus with one or more projections at inner side; valves of ovipositor in female of moderate length, reaching till midlength of cerci or only a little farther 101

101 Cell dm 2.5 to 3 times shorter than cell m1+2 (Fig. 166); gonocoxite of male terminalia at ventral side produced into a rounded, conical lobe; gonostylus accordingly subterminal (Fig. 175) ..... *Parilisia* Savchenko
– Cell dm 1.5 to 2 times shorter than cell m1+2; gonocoxite of male terminalia at ventral side not produced; gonostylus accordingly terminal (Fig. 174) ..... *Lunaria* Savchenko
1 sp., *idiophallus* Savchenko

102 Wing in both sexes reduced to a very small knob, much shorter than halter; adults superficially resembling spiders (Fig. 176); frequently found on snow 103
– Wing larger, at least longer than halter; adults not spider-like 104

103 Gonostylus of male terminalia simple, with a divided lobe at its base; aedeagus relatively short and thick; parameres short and triangular (Figs. 181, 182) ..... *Chionea* Dalman
– Gonostylus of male terminalia without a divided lobe at its base; aedeagus very elongate, S-shaped; parameres oblong (Figs. 177–179) ..... *Niphadobata* Enderlein

104 Tibia without spurs; wing veins with numerous long setae . *Molophilus* Curtis, in part
1 sp., *ater* Meigen: small, black, body length 3–4 mm; wing reduced in both sexes
– Tibia with spurs; wing veins without setae; middle-sized species, body length more than 4 mm 105



Figs. 173–175. Male terminalia. -173. *Ilisia maculata* Mg., ventral view; -174 *Lunaria idiophallus* Sav., ventral view; -175. *Parilisia subalpina* Bang., ventral view. – After STARÝ & ROZKOŠNÝ (Fig. 173), SAVCHENKO (Fig. 174), and STARÝ (Fig. 175).

105 Eye with hairs between ommatidia; body length 5–6 mm (Figs. 185–189) ..... ***Paradicranota*** Alexander, in part
– Eye without hairs 106

106 Wing nearly or about as long as abdomen, clear, with or without pattern (Fig. 195).. 107
– Wing much shorter than abdomen, unpatterned, smoky 108

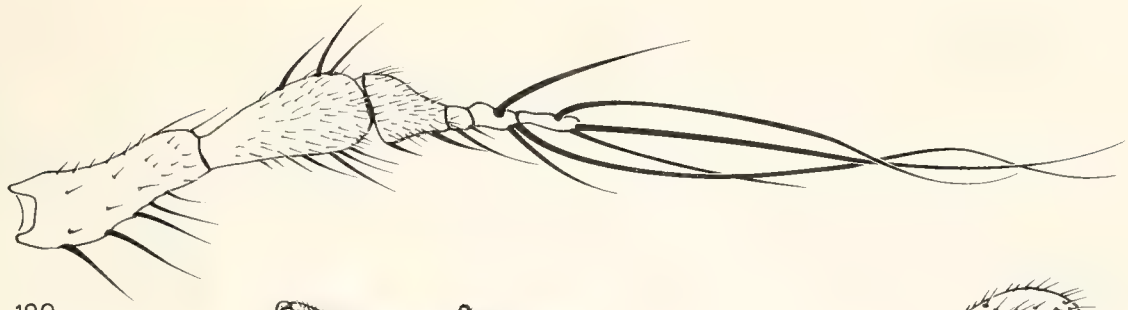
107 Wing shorter than abdomen, narrow, with three dark, transverse bands; wing reduced in both sexes (Figs. 183, 195) ..... ***Dactylolabis*** Osten Sacken, in part
– Wing about as long as abdomen, unpatterned, without pterostigmal darkening; wing reduced in female only ..... ***Phylidorea*** Bigot, in part
1 sp., *heterogyna* Bergroth

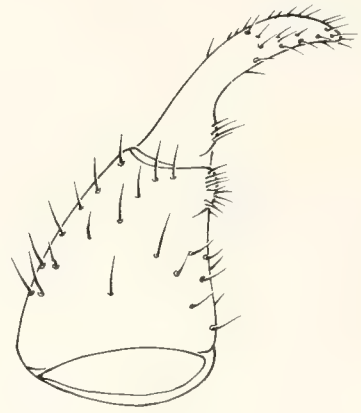
108 Wing yellowish at its base, about 1.5 times longer than halter (Figs. 184, 194) ..... ***Prionolabis*** Osten Sacken, in part
– Entire wing smoky, not yellowish at its base, about two times longer than halter ..... ***Idioptera*** Macquart, in part
1 sp., *pulchella* Meigen.

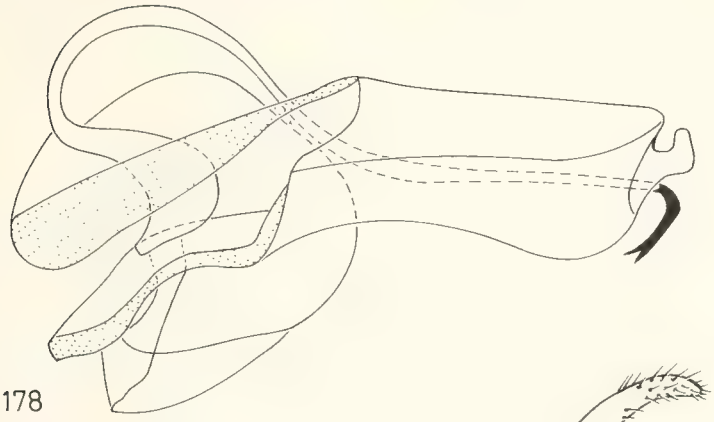
4. Conclusion

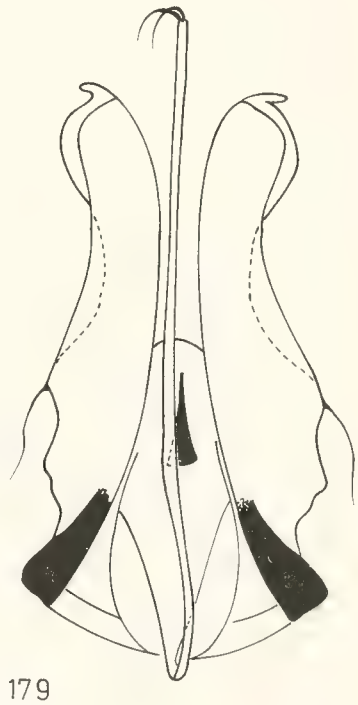
In using the key, questions will arise about the validity of characters used in separating genus-groups. From this point of view, it will be interesting to compare the key for Tipulidae s. l. of N. America (ALEXANDER & BYERS, 1981) with the key of this paper. E. g., in the former key *Dicranota* Zetterstedt s. str. and *Paradicranota* Alexander are separated by the presence or absence of a particular crossvein. This character does not seem to hold for the European species (EDWARDS, 1938: 59–60). Problems also arise with the characters for separating *Symplecta* Meigen and *Psiloconopa* Zetterstedt (THEOWALD, 1971).

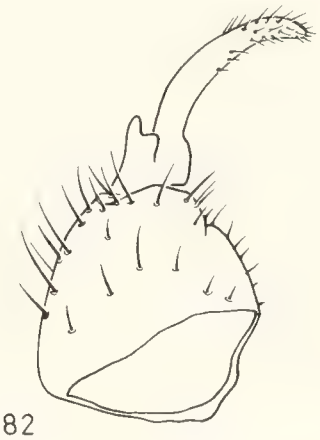
More often than not, such problems are due to inadequate original definitions of the genus-group in question. More examples of such ill-defined genus-groups may be given. Further taxonomic investigation is needed before such problems can be solved. Preferably all species of a particular genus-group complex from all over the world should be taken into consideration.

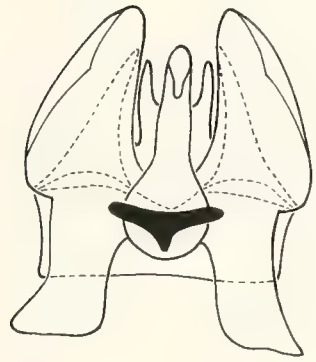


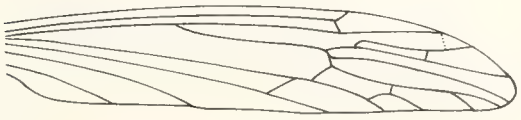




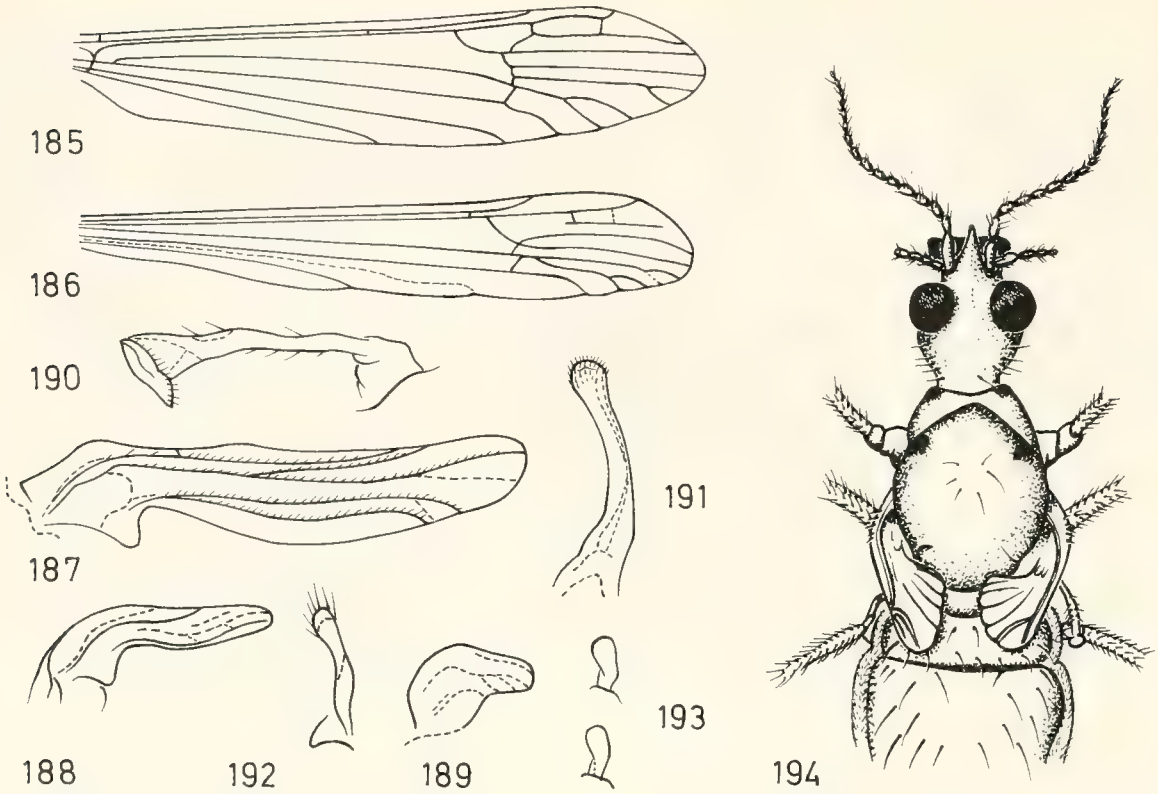


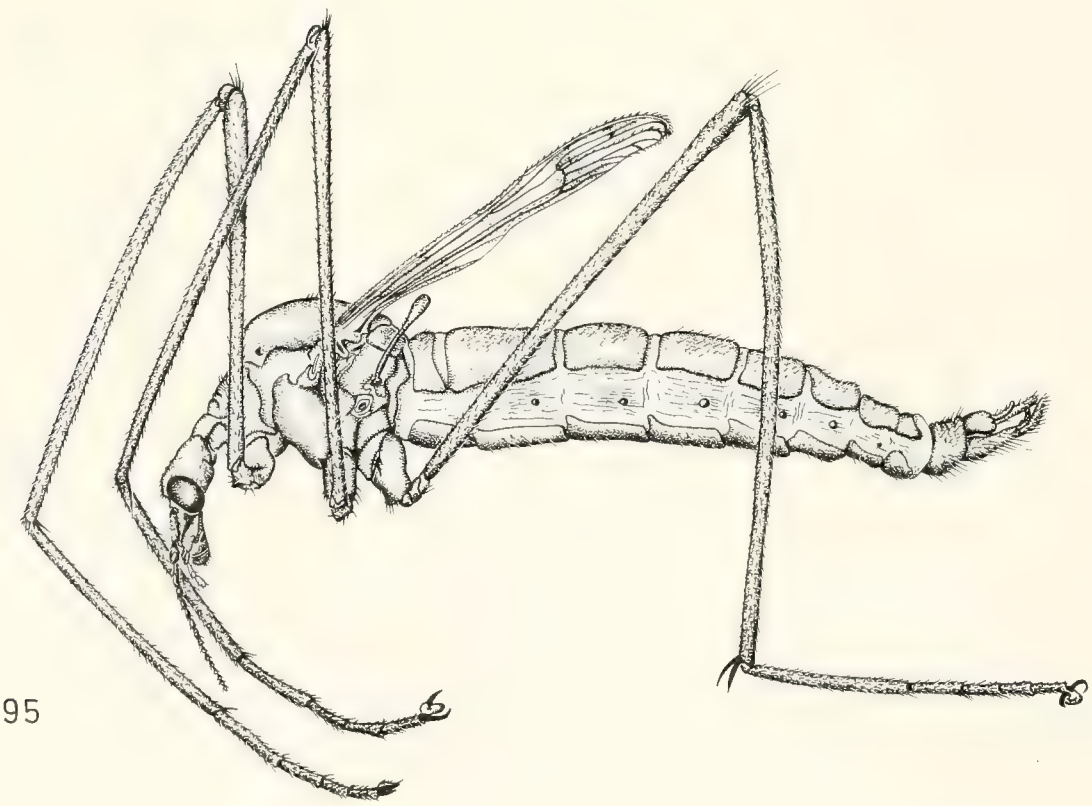






Figs. 176–184. – Figs. 176–180. *Niphadobata lutescens* Lundstr. -176. female, lateral view; -177. gonopod, -178. aedeagal complex, lateral view; -179. idem, dorsal view; -180. antenna. – Figs. 181–182. *Chionea araneoides* Dalm. -181. aedeagal complex, ventral view; -182. gonopod. – Figs. 183–184. Wings. -183. *Dactylolabis wodzickii* Now., -184. *Prionolabis platyptera* Macq., female. – After Savchenko (Fig. 176), Krzemiński (Figs. 177–182), Slípka & Starý (Fig. 183), and Martinovský & Starý (Fig. 184).





Figs. 185-195. – Figs. 185–193. Wings (185–189) and halteres (190–193) of *Paradicranota parviuncinata* Sav. -185. normal, macropterous form; -186, 190. stenopterous form (forma *stenoptera*); -187, 191. brachypterous form (forma *brevis*); -188, 192. micropterous form (forma *perbrevis*); -189, 193. micropterous form (forma *opilionimorpha*). – Fig. 194. Female of *Prionolabis platyptera* Macq., dorsal view. – Fig. 195. Male of *Dactylolabis wodzickii* Now., lateral view. – After Savchenko & Parkhomenko (Figs. 185–193), Martinovský & Starý (Fig. 194), and Martinovský (Fig. 195).

The arrangements of genus-groups in the key is more or less according to the classification system of ALEXANDER, which is based largely on characters of wing venation. It is almost certain that this system will be subject to important modifications. For this reason, the key of the present paper leads to genus-groups, without an indication of their status as genus or subgenus.

Proposals to a new system have been made by SAVCHENKO in his last publications (SAVCHENKO & KRIVOLUTSKAYA, 1976; SAVCHENKO, 1982, 1983, 1985). Nevertheless, in this paper ALEXANDER's arrangement of genus-groups has been maintained, mainly for practical reasons.

Firstly, one of the main sources for my key was the key by SLIPKA & STARÝ (1977), which follows the system of ALEXANDER. Secondly, at the moment a satisfactory classification system cannot be given. OOSTERBROEK & THEOWALD (in press) give a classification, based on immature stages. Because these stages are not yet known for a large amount of genera and subgenera, a cladistic analysis including all genus-groups is not yet possible. For this, more taxonomic investigation on a world-wide scale will be needed.

5. Appendix I

Distribution of genus-group taxa into higher categories according to the classification systems of SAVCHENKO and of ALEXANDER.

In this section, the genus-group names as used in the key (section 3.2.) as well as the names of higher categories (tribes, subfamilies etc.) are listed in alphabetical order. The position of these taxa according to the classification systems of SAVCHENKO and of ALEXANDER is indicated in the next three columns. The first of these represents the situation as may be deduced from SAVCHENKO & KRIVOLUTSKAYA (1976). The second column has been compiled largely from SAVCHENKO (1982, 1983, 1985) and completed by records from some other sources by SAVCHENKO.

The third column represents the classification system of ALEXANDER as may be derived from ALEXANDER & BYERS (1981), partly completed by records of HUTSON & VANE-WRIGHT (1969) for some taxa, which ar not represented in the Nearctic region.

Abbreviations: *Sg* Subgenus
G Genus
Tr Tribe
Sf Subfamily
F Family.

Taxon	SAVCHENKO & KRIVOLUTSKAYA (1976)	SAVCHENKO (1983) SAVCHENKO (1982–1985)(*) Other sources (**)	ALEXANDER & BYERS (1981) HUTSON & VANE-WRIGHT (1969)(*) Other sources (**)
Achyrolimonia	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Limonia**
Adelphomyia	G of Limnophilini	G of Limnophilini	Sg of *Tricholimnophila***
Afrolimnophila	Sg of *Limnophila*		Sg of *Limnophila*
Afrolimonia	Sg of *Libnotes*	Sg of *Libnotes*	
Amalopis	Sg of *Pedicia*	Sg of *Pedicia*	Sg of *Pedicia**
Antocha	G of Antochini	G of Antochini	G of Limoniini
Antocha s. str.		Sg of *Antocha*	
Antochini	Tr of Limoniinae	Tr of Limoniinae	
Archilimnophila	Sg of *Austrolimnophila*	Sg of *Austrolimnophila*	Sg of *Austrolimnophila*
Arctoconopa	G of Eriopterini	G of Eriopterini	G of Eriopterini
Atypophthalmus	G of Limoniini	G of Limoniini	Sg of *Limonia**
Austrolimnophila	G of Epiphragmini	G of Epiphragmini	G of Hexatomini
Austrolimnophila s. str.	Sg of *Austrolimnophila*	Sg of *Austrolimnophila*	Sg of *Austrolimnophila*

Baeoura		G of Eriopterini	
Brachylimnophila	Sg of *Limnophila*	Sg of *Neolimnomyia*	Sg of *Limnophila*
Cheilotrichia	G of Molophilini	G of Molophilini	G of Eriopterini
Cheilotrichia s. str.	Sg of *Cheilotrichia*	Sg of *Cheilotrichia*	Sg of *Cheilotrichia*
Chionea		G of Cladurini	G of Eriopterini
Chionea s. str.		Sg of *Chionea*	
Cladolipes		Sg of *Hexatoma***	
Cladurini	Tr of Eriopterinae	Tr of Eriopterinae	
Coenolabis		Sg of *Dactylolabis***	
Crunobia		Sg of *Pedicia*	Sg of *Pedicia**
Crypteria		G of Cladurini*	
Cylindrotomidae	F of Tipuloidea	F of Tipuloidea	
Cylindrotominae			Sf of Tipulidae
Dactylolabis	G of Epiphragmini		G of Hexatomini
Dactylolabis s. str.	Sg of *Dactylolabis*		Sg of *Dactylolabis*
Dasymolophilus		Sg of *Tasiocera*	Sg of *Tasiocera*
Dicranomyia	G of Limoniini	G of Limoniini	
Dicranomyia s. str.	Sg of *Dicranomyia*	Sg of*Dicranomyia*	Sg of *Limonia*
Dicranoptycha	G of Antochini	G of Gonomyini	G of Limoniini
Dicranota	G of Pediciini	G of Pediciini	G of Pediciini
Dicranota s. str.	Sg of *Dicranota*	Sg of *Pedicia*	Sg of *Dicranota*
Discobola	G of Limoniini	G of Limoniini	Sg of *Limonia*
Elephantomyia	G of Limnophilini	G of Elephantomyini	G of Hexatomini
Elephantomyini	Tr of Hexatominae	Tr of Hexatominae	
Elliptera	G of Antochini	G of Antochini	G of Limoniini
Ellipteroides		Sg of *Idiocera**	
Eloeophila	G of Limnophilini	G of Limnophilini	Sg of *Limnophila*
Empeda	Sg of *Cheilotrichia*	Sg of *Cheilotrichia*	Sg of *Cheilotrichia*
Epiphragma	G of Epiphragmini	G of Epiphragmini	G of Hexatomini
Epiphragmini	Tr of Hexatominae	Tr of Hexatominae	
Eriocera	Sg of *Hexatoma*	Sg of *Hexatoma*	
Erioconopa		G of Molophilini	
Erioptera	G of Eriopterini	G of Eriopterini	G of Eriopterini
Erioptera s. str.	Sg of *Erioptera*	Sg of *Erioptera*	Sg of *Erioptera*
Eriopterinae	Sf of Limoniidae	Sf of Limoniidae	
Eriopterini	Tr of Eriopterinae	Tr of Eriopterinae	Tr of Limoniinae
Euphylidorea	Sg of *Phylidorea*		
Euptilostena		Sg of *Idiocera**	Sg of *Gonomyia*
Eutonia		G of Hexatominae***	Sg of *Limnophila*
Geranomyia	G of Limoniini	G of Limoniini	Sg of *Limonia*
Gnophomyia	G of Gonomyini	G of Gonomyini	G of Eriopterini
Gnophomyia s. str.	Sg of *Gnophomyia*		
Gonempeda		G of Eriopterini*	G of Eriopterini
Gonomyia	G of Gonomyini	G of Gonomyini	G of Eriopterini
Gonomyia s. str.	Sg of *Gonomyia*	Sg of *Gonomyia*	Sg of *Gonomyia*
Gonomyini	Tr of Eriopterinae	Tr of Eriopterinae	
Helius	G of Antochini	G of Elephantomyini	G of Limoniini
Hexatoma	G of Hexatomini	G of Hexatomini	G of Hexatomini
Hexatoma s. str.	Sg of *Hexatoma*		Sg of *Hexatoma*
Hexatominae	Sf of Limoniidae	Sf of Limoniidae	
Hexatomini	Tr of Hexatominae	Tr of Hexatominae	Tr of Limoniinae
Hoplolabis (see under *Parilisia*)			
Idiocera	G of Gonomyini	G of Gonomyini	
Idiocera s. str.	Sg of *Idiocera*	Sg of *Idiocera*	Sg of *Gonomyia*
Idiocerodes		Sg of *Gonomyia***	
Idioptera		G of Hexatominae***	Sg of *Limnophila*
Ilisia	G of Molophilini	G of Molophilini	
Ilisia s. str.	Sg of *Ilisia*	Sg of *Ilisia*	Sg of *Erioptera*
Libnotes	G of Limoniini	G of Limoniini	
Limnophila	G of Limnophilini	G of Limnophilini	G of Hexatomini
Limnophila s. str.	Sg of *Limnophila*	Sg of *Limnophila*	
Limnophilini	Tr of Hexatominae	Tr of Hexatominae	
Limonia	G of Limoniini	G of Limoniini	G of Limoniini
Limonia s. str.			Sg of *Limonia*
Limoniidae	F of Tipuloidea	F of Tipuloidea	
Limoniinae	Sf of Limoniidae	Sf of Limoniidae	Sf of Tipulidae
Limoniini	Tr of Limoniinae	Tr of Limoniinae	Tr of Limoniinae
Lipsothrix	G of Gonomyini	G of Gonomyini*	G of Eriopterini
Ludicia		= *Rhaphidolabina***	Sg of *Pedicia**
Lunaria		Sg of *Ilisia**	
Melanolimonia	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Limonia*
Mesocyphona		Sg of *Erioptera*	Sg of *Erioptera*

Metalimnobia	G of Limoniini	G of Limoniini	Sg of *Limonia*
Microlimonia	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Dicranomyia*	
Mixolimnomyia		Sg of *Neolimnomyia***	
Molophilini	Tr of Eriopterinae	Tr of Eriopterinae	
Molophilus	G of Molophilini	G of Molophilini	G of Eriopterini
Molophilus s. str.	Sg of *Molophilus*	Sg of *Molophilus*	Sg of *Molophilus*
Nasiternella	G of Pediciini	G of Pediciini	G of Pediciini
Neolimnomyia		G of Limnophilini	
Neolimnomyia s. str.		Sg of *Neolimnomyia*	
Neolimnophila	G of Cladurini	G of Cladurini	G of Eriopterini
Neolimonia		Sg of *Dicranomyia**	Sg of *Limonia**
Niphadobata		G of Cladurini*	
Oreophila	Sg of *Ormosia*	Sg of *Ormosia*	Sg of *Ormosia*
Orimarga		G of Antochini*	G of Limoniini
Orimargula		Sg of *Antocha**	
Ormosia	G of Molophilini	G of Molophilini	G of Eriopterini
Ormosia s. str.	Sg of *Ormosia*	Sg of *Ormosia*	Sg of *Ormosia*
Oxyrhiza	Sg of *Paradelphomyia*	Sg of *Paradelphomyia*	Sg of *Paradelphomyia**
Palaeogonomyia		Sg of *Rhabdomastix**	
Paradelphomyia	G of Paradelphomyini	G of Paradelphomyini	G of Hexatomini
Paradelphomyini	Tr of Hexatominae	Tr of Hexatominae	
Paradicranota		Sg of *Dicranota***	Sg of *Dicranota*
Parilisia	Sg of *Ilisia*	Sg of *Ilisia* (Krzemiński, 1984: Sg of *Hoplolabis*)	
Pedicia	G of Pediciini	G of Pediciini	G of Pediciini
Pedicia s. str.	Sg of *Pedicia*	Sg of *Pedicia*	Sg of *Pedicia*
Pediciinae	Sf of Limoniidae	Sf of Limoniidae	
Pediciini	Tr of Pediciinae	Tr of Pediciinae	Tr of Limoniinae
Phylidorea	G of Limnophilini	G of Limnophilini	
Phylidorea s. str.	Sg of *Phylidorea*	Sg of *Phylidorea*	Sg of *Limnophila*
Phyllolabis		G of Hexatominae**	G of Hexatomini
Pilaria	G of Limnophilini	G of Limnophilini	G of Hexatomini
Plectromyia		Sg of *Dicranota*	Sg of *Dicranota*
Prionolabis	G of Limnophilini	G of Limnophilini	Sg of *Limnophila*
Prolipophleps	Sg of *Gonomyia*	Sg of *Gonomyia**	
Protogonomyia		Sg of *Idiocera**	
Pseudolimnophila	G of Limnophilini	G of Hexatominae**	G of Hexatomini
Psiloconopa		Sg of *Symplecta**	Sg of *Erioptera*
Ptilostenodes		Sg of *Gonomyia***	
Rhabdomastix	G of Eriopterini	G of Gonomyini	G of Eriopterini
Rhaphidolabina	Sg of *Dicranota*	Sg of *Pedicia*	Sg of *Dicranota*
Rhaphidolabis	Sg of *Dicranota*	Sg of *Pedicia*	Sg of *Dicranota*
Rhipidia	G of Limoniini	G of Limoniini	Sg of *Limonia*
Rhypholophus	Sg of *Ormosia*	G of Molophilini*	Sg of *Ormosia*
Sacandaga	Sg of *Rhabdomastix*	Sg of *Rhabdomastix*	Sg of *Rhabdomastix*
Salebriella	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Dicranomyia*	
Scleroprocta	G of Eriopterini	G of Eriopterini	Sg of *Ormosia*
Sphaeropyga	Sg of *Dicranomyia*	Sg of *Dicranomyia*	
Symplecta	G of Eriopterini	G of Eriopterini	
Symplecta s. str.	Sg of *Symplecta*	Sg of *Symplecta*	Sg of *Erioptera*
Tasiocera		G od Molophilini	G of Eriopterini
Teuchogonomyia	Sg of *Gonomyia*	Sg of *Gonomyia*	Sg of *Gonomyia*
Thaumastoptera		G of Antochini*	G of Limoniini
Tipulidae	F of Tipuloidea	F of Tipuloidea	
Tipulinae	Sf of Tipulidae	Sf of Tipulidae	Sf of Tipulidae
Trentepohlia		G of Eriopterinae**	G of Eriopterini**
Trentepohlia s. str.		Sg of *Trentepohlia***	Sg of *Trentepohlia***
Tricholimnophila			G of Hexatomini**
Tricyphona	G of Pediciini	G of Pediciini	Sg of *Pedicia*
Trimicra		Sg of *Symplecta*	Sg of *Erioptera*
Ula	G of Ulini	G of Ulini	G of Pediciini
Ulini	Tr of Pediciinae	Tr of Pediciinae	
Ulugbekia		Sg of *Dicranoptycha***	

6. Appendix II

List of most frequently used synonym names for genus-group taxa

In this section a list is given of genus-group names, which may be found in literature (as mentioned in section 1.6.) along with their current synonym names as used in the

key (section 3.2.). This list is not intended to be complete. A more complete list of synonym names, as far as the genus-group taxa in question are represented in the Australian-Oceanian Region, has been given by OOSTERBROEK & JONAS (1986).

Acyphona Osten Sacken, 1869	=	*Ilisia* Rondani, 1856
Anisomera Meigen, 1818	=	*Hexatoma* Latreille, 1809
Arrhenica Osten Sacken, 1859	=	*Eriocera* Macquart, 1838
Astrolabis Osten Sacken, 1865	=	*Plectromyia* Osten Sacken, 1869
Caloptera Guérin-Méneville, 1831	=	*Eriocera* Macquart, 1838
Elaeophila Rondani, 1856	=	*Eloeophila* Rondani, 1856
Ephelia Schiner, 1863	=	*Eloeophila* Rondani, 1856
Gonomyiella Kuntze, 1919	=	*Oxyrhiza* De Meijere, 1946
Helobia Lepeletier & Serville, 1828	=	*Symplecta* Meigen, 1830
Leiponeura Skuse, 1890	=	*Lipophleps* Bergroth, 1915
Leptorhina Stephens, 1829	=	*Helius* Lepeletier & Serville, 1828
Limnobia Meigen, 1818	=	*Limonia* Meigen, 1803
Megarhina Lepeletier & Serville, 1828	=	*Helius* Lepeletier & Serville, 1828
Nasiterna Wallengren, 1881	=	*Nasiternella* Wahlgren, 1904
Oxydiscus De Meijere, 1913	=	*Oxyrhiza* De Meijere, 1946
Penthoptera Schiner, 1863	=	*Eriocera* Macquart, 1838
Platytoma Lioy, 1863	=	*Empeda* Osten Sacken, 1869
Poecilostola Schiner, 1863	=	*Limnophila* Macquart, 1834
Polymeda Meigen, 1800	=	*Erioptera* Meigen, 1803
Ptilostena Bergroth, 1913	=	*Idiocera* Dale, 1842
Rhamphidia Meigen, 1830	=	*Helius* Lepeletier & Serville, 1828
Salebria Savchenko, 1976	=	*Salebriella* Savchenko, 1978
Symplectomorpha Mik, 1886	=	erected for the species *stictica* Meigen, now belonging to *Symplecta/Psiloconopa*
Taphrophila Rondani, 1856	=	*Antocha* Osten Sacken, 1859.

7. Addendum

After the text of this paper had been concluded, E.N. SAVCHENKO (Kiev) and J. STARÝ (Olomouc) have drawn my attention to a few taxa which had been overlooked. As it is no more possible to include them in the key, they will be mentioned here with a short description.

1. *Mixolimnomyia* Savchenko

This taxon is closely related to *Brachylimnophila* Alexander and *Neolimnomyia* Séguy (couplet 64), and considered by SAVCHENKO as a subgenus of *Neolimnomyia* s.l. It differs from the above mentioned taxa mainly in the structure of the aedeagus complex. The wing venation is in agreement with the description of couplet 60, lower half. *Mixolimnomyia* is represented in the western Palaearctic region by its type species, *rufula* Savchenko 1979. Terra typica is the Krasnodar territory of the Russion SFSR.

2. *Trentepohlia* Bigot s. str.

This taxon, which belongs to the subfamily Eriopterinae, has many representatives in the Afrotropical region. It is easily distinguished by its venational characteristics. For example, vein CuA2 does not end in the wing margin, but is connected with vein A1, thus closing cell cu completely. Moreover, vein A2 is very short. *Trentepohlia* s. str. is represented in the western Palaearctic region by one species, viz. *efflatouni* Pierre 1923, which has been found in Egypt.

3. Two additional brachypterous taxa are known from the western Palaearctic region, namely *Crunobia semireducta* Savchenko 1978, (Transcaucasia), and *Pedicia rivosa mannheimsi* Lindner 1966 (Western Germany: Schwarzwald). In both sexes of *C. semireducta* the yellowish wings are narrowed and shortened, hardly reaching the hind margin of the fifth abdominal segment. The male terminalia are in agreement with the description as given in couplet 37, lower half. *P. r. mannheimsi* is brachypterous in the female only.

8. Acknowledgements

I should like to thank B. Theowald and P. Oosterbroek (both in Amsterdam) for their assistance and valuable advices. Furthermore I am much indebted to H. Mendl (Kempten/Allgäu), E.N. Savchenko (Kiev), and J. Starý (Olomouc), for their critical remarks.

I also wish to thank L. Botosaneanu (Amsterdam), E. Brůža-Padrtová (Eindhoven), V.S. van der Goot (Amsterdam), M. Stolp (Alkmaar), and E. van der Zee (Amsterdam), for translating many passages from Russian and Czech.

Finally, much of my appreciation is due to D. Langerak (Amsterdam), who with painstaking accuracy has redrawn the numerous drawings by various authors.

9. References

Alexander, C. P. (1918): A new interpretation of the wing-venation of the pediciine crane-flies (Tipulidae, Diptera). – Ent. News **29**: 201–205; Philadelphia.

– (1927): The interpretation of the radial field of the wing in the nematocerous Diptera, with special reference to the Tipulidae. – Proc. Linn. Soc. N. S. W. **52**: 42–72; Sydney.

– (1929): A comparison of the systems of nomenclature that have been applied to the radial field of the wing in the Diptera. – IV. Int. Congr. Ent. (Ithaca, N. Y., 1928) **2**: 700–707; Naumburg a. S.

Alexander, C. P. & G. W. Byers (1981): Tipulidae. – *In:* J. F. McAlpine, B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth & D. M. Wood (eds.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1. – Agriculture Canada Monograph No. 27, 674 pp.; Hull, Quebec.

Brindle, A. (1967): The larvae and pupae of the British Cylindrotominae and Limoniinae (Diptera, Tipulidae). – Trans. Soc. Br. Ent. **17**: 151–216; Southampton.

Brodo, F. (1967): A review of the subfamily Cylindrotominae in North America (Diptera: Tipulidae). – Kans. Univ. Sci. Bull. **47**: 71–115; Lawrence.

Czižek, K. (1933): Die mährischen Arten der Dipterenfamilien Limoniidae und Cylindrotomidae. – Čas. morav. zemsk. Mus. **28–29** (1931–1932): 289–495; Brno.

Edwards, F. W. (1938): British short-palped craneflies. Taxonomy of adults. – Trans. Soc. Br. Ent. **5**: 1–168; Southampton.

Frommer, S. I. (1963): Gross morphological studies of the reproductive system in representative North American crane flies (Diptera: Tipulidae). – Kans. Univ. Sci. Bull. **44**: 535–626; Lawrence.

Geiger, W. (1984): Limoniidae, sous-famille Limoniinae. Une contribution à la connaissance de la faune diptérologique helvétique. – Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel; 548 pp.; Neuchâtel.

Hennig, W. (1954): Flügelgeäder und System der Dipteren. – Beitr. Ent. **4** (3/4): 245–388; Berlin.

Hutson, A. M. & R. I. Vane-Wright (1969): Corrections and additions to the list of British Nematocera (Diptera) since Kloet and Hincks' "A check list of British Insects" (1945). Part 1. Introduction and families Tipulidae, Trichoceridae and Anisopodidae (Tipuloidea). – Entomologist's Gaz. **20**: 231–256; London.

Krzemiński, W. (1984): Limoniidae of Poland (Diptera, Nematocera). Part 1: subfamiliy Eriopterinae. – Acta zool. cracov. (Transl.) **27**: 437–518; Warsaw & Washington D. C.

Lackschewitz, P. (1940a): Die paläarktischen Rhamphidiinen und Eriopterinen (Diptera) des Wiener Naturhistorischen Museums. – Annln naturhist. Mus. Wien (1939) **50**: 1–67; Wien.

– (1940b): Die paläarktischen Limnophilinen, Anisomerinen und Pediciinen (Diptera) des Wiener Naturhistorischen Museums. – Annln naturhist. Mus. Wien (1939) **50**: 68–122; Wien.

LACKSCHEWITZ, P. & F. PAGAST (1940–1942): 16. Limoniidae. – *In:* E. LINDNER (ed.): Fliegen palaearkt. Reg. **135**: 1–16; **139**: 17–32; **145**: 33–64; Stuttgart.

LINDNER, E. (1966): *Pedicia rivosa* L. ♀ im Schwarzwald brachypter [*Pedicia rivosa mannheimsi*, n. ssp. (Limoniidae, Diptera)]. – Stuttg. Beitr. Naturk. **149**: 1–7; Stuttgart.

MANNHEIMS, B. & Br. THEOWALD (1951–1980): 15. Tipulidae. – *In:* E. LINDNER (ed.): Fliegen palaearkt. Reg. **167**: 1–64; **170**: 65–112; **173**: 113–136; **238**: 137–176; **256**: 177–212; **267**: 213–256; **270**: 257–288; **275**: 289–320; **300**: 321–404; **318**: 405–436; **324**: 437–538; Stuttgart.

MCALPINE, J. F. (1981): Morphology and terminology – adults. – *In:* J. F. MCALPINE, B.V. PETERSON, G. E. SHEWELL, H. J. TESKEY, J. R. VOCKEROTH & D. M. WOOD (eds.): Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1. – Agriculture Canada Monograph No. 27: 674 pp.; Hull, Quebec.

MEIJERE, J. C. H. DE (1919–1921): Studien über palaearktische, vorwiegend holländische, Limnobiiden, insbesondere über ihre Kopulationsorgane. – Tijdschr. Ent. **62**: 52–97; **63**: 46–86; **64**: 54–118; 's-Gravenhage, Amsterdam.

MENDL, H. (1978): Limoniidae. – *In:* J. ILLIES (ed.): Limnofauna Europaea. Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten, mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie. – 532 pp.; Stuttgart & New York (Gustav Fischer Verlag); Amsterdam (Swets & Zeitlinger B. V.) (second edition).

– (1979): Neue und bisher erst wenig bekannte Limoniiden aus dem Mittelmeergebiet (Diptera, Nematocera, Limoniidae). – Spixiana **2** (2): 167–185; München.

OOSTERBROEK, P. & T. JONAS (1986): Catalogue of the Australian-Oceanian Tipulidae (Insecta, Diptera). Including a geographical index and references to the species. – 242 pp.; Amsterdam (published privately).

OOSTERBROEK, P. & B. THEOWALD (in press): Phylogeny of the Tipuloidea, based on characters of pre-imaginal stages.

PEUS, F. (1952): 17. Cylindrotomidae. – *In:* E. LINDNER (ed.): Fliegen palaearkt. Reg. **169**: 1–79; Stuttgart.

PIERRE, C. (1923): Tipulidae d'Egypte capturés par M. HASSAN EFFLATOUN (Dipt.) (Première Note). – Bull. Soc. ent. Egypte (Séance du 15 Mars 1922): 81–85; Cairo.

SAVCHENKO, E. N. (1961–1983): Tipulidae. – Fauna SSSR, N. S. **79** (1961): 1–486; **89** (1964): 1–502; **105** (1973): 1–281; **127** (1983): 1–584; Moscow & Leningrad. [Russian]

– (1978): New and little known species and subspecies of the Limoniidae (Diptera) fauna from the USSR. 1. Genus *Pedicia*, subgenus *Crunobia*. – Zool. Zh. **57** (5): 700–713; Moscow. [Russian]

– (1979): A new subgenus and a new species of Limoniid-flies from the genus *Neolimnomyia* Séguy. – Dopov. Akad. Nauk. ukr. RSR (Ser. B) **6**: 482–485; Kiev. [Ukrainian]

– (1982): Limoniid-flies (subfamily Eriopterinae). – Fauna Ukraini **14** (Part 3): 1–335; Kiev [Ukrainian]

– (1983): The Limoniid-flies of South Primor'ye. – Nauk. Dumka, 156 pp.; Kiev. [Russian]

– (1985): Limoniid-flies (subfamily Limoniinae). – Fauna Ukraini **14** (Part 4): 1–180; Kiev. [Russian]

– (1986): Limoniid-flies (general characteristics, subfamilies Pediciinae and Hexatominae). – Fauna Ukraini **14** (Part 2): 1–380; Kiev. [Russian]

SAVCHENKO, E. N. & G. O. KRIVOLUTSKAYA (1976): The Limoniid-flies of the Southern Kouriles and South Sakhalin.– Nauk. Dumka, 160 pp.; Kiev. [Russian]

SLÍPKA, J. & J. STARÝ (1977): Limoniidae. – *In:* J. DOSKOČIL (ed.): Klíč zvířeny ČSSR, Díl **5**; 373 pp.; (Československá Akademie VĚD) Prague.

SNODGRASS, R. E. (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. – Smithson. misc. Collns **135** (6): 1–60; Washington.

STARÝ, J. & R. ROZKOŠNÝ (1969): Die slowakischen Arten der Unterfamilie Limoniinae (Tipulidae, Diptera). – Sb. slov. narod. Muz. **15** (2): 75–136; Bratislava.

THEOWALD, B. (1971): Drei holarktische *Symplecta*-Arten (Diptera, Limoniidae). – Beaufortia **19**: 45–56; Amsterdam.

Author's address:

JOANNES WILHELMUS DIENSKE, Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Afd. Entomologie, Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam, The Netherlands.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 2 4 1988

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 410	9 S.	Stuttgart, 31. 12. 1987

Discolomidae aus dem Nepal-Himalaya*) (Coleoptera)

Discolomidae from the Nepal Himalayas (Coleoptera)

Von Wolfgang Schawaller, Stuttgart

Mit 16 Abbildungen

Summary

Aphanocephalus gorkhus **n. sp.** (*pubescens*-group) from Nepal (Gorkha Distr.) is described, new collecting data of *Parafallia johni* Geisthardt 1975 from Nepal (Taplejung and Terhathum Distr.) are given. Microstructures of the cuticula of *Aphanocephalus* and *Parafallia* are studied by SEM and discussed as evidence for biological and phylogenetical details.

Zusammenfassung

Aphanocephalus gorkhus **n. sp.** (*pubescens*-Gruppe) aus Nepal (Gorkha Distr.) wird beschrieben, neue Sammeldaten von *Parafallia johni* Geisthardt 1975 aus Nepal (Taplejung und Terhathum Distr.) werden mitgeteilt. Mikrostrukturen der Cuticula von *Aphanocephalus* und *Parafallia* werden mittels REM untersucht und diskutiert als Befunde für biologische und phylogenetische Details.

1. Einleitung

Die Käferfamilie Discolomidae ist selbst unter Koleopterologen recht wenig bekannt, wozu die gewöhnlich geringe Körpergröße und die Seltenheit der einzelnen Arten wesentlich beitragen. Discolomidae sind in den tropischen Gebieten aller Erdteile und im gemäßigten Bereich Südafrikas verbreitet, aus den gemäßigten Zonen Amerikas und Innerasiens fehlen bislang noch Nachweise. Die nächsten Verwandten dürften wahrscheinlich in der Familie Colydiidae zu suchen sein. Die erste Discolomiden-Art aus dem Himalaya wurde von Geisthardt (1975) aus Nepal gemeldet, die Prof. Dr. J. Martens (Mainz) gesammelt hat. Auf einer weiteren Reise gelangen Prof. Dr. J. Martens neue Funde dieser Art (*Parafallia johni*) im Osten Nepals, zudem

*) Results of the Himalaya Expeditions of J. Martens, No. 144. – No. 143: Senckenbergiana biol., 68 (1/3), 1987. – J. M. sponsored by Deutscher Akademischer Austauschdienst and Deutsche Forschungsgemeinschaft.

gelang es, eine weitere Art aus einer anderen Gattung (*Aphanocephalus gorkhus* **n. sp.**) in Begleitung des Verfassers in Zentral-Nepal zu entdecken. Diese Funde (Karte Abb. 1) sollen mit vorliegender Arbeit vorgestellt werden, wobei über die taxonomische Arbeit hinaus auch morphologische Details mittels REM-Technik untersucht wurden.

Über die Biologie beider Arten im Nepal-Himalaya gibt es noch keine Informationen. Die Tatsache, daß jetzt erstmalig eine relativ größere Zahl von Individuen während der Monsunzeit gesammelt wurden, spricht vielleicht für hygrophile Ansprüche, die vor allem während der sommerlichen Regenzeit gegeben sind – zumindest von Arten der Gattungen *Parafallia* und *Aphanocephalus*. Die meisten Käfer entstammen Bodenstreu-Gesieben in baumreichem Kulturland der Höhenstufe zwischen 750–1300 m. Es ist zu befürchten, daß viele Arten der Discolomidae in Nepal bereits ausgestorben sind, da die autochthonen Wälder dieser Höhenstufe weitgehend abgeholzt sind und somit die ursprüngliche Bodenfauna nur noch reliktär nachweisbar ist. Ob die Familie auch in höheren Berglagen – und damit in paläarktisch geprägtem Gebiet – vorkommt, bleibt abzuwarten.

Dank

Prof. Dr. J. Martens (Mainz) danke ich auch hier für die wiederholte Möglichkeit der Reisebegleitung und für die Durchsicht des Manuskriptes. Dr. D. Schlee (Stuttgart) bemühte sich tatkräftig bei meiner Einarbeitung am neuen REM des Museums. Dr. R. zur Strassen (Senckenberg-Museum Frankfurt) übermittelte leihweise Typenmaterial von *Parafallia johni*.

Abb. 1. Verbreitung aller bisherigen Funde der Familie Discolomidae in Nepal. – Fundortnummern im jeweiligen Kapitel Material.

2. Die Arten

2.1. *Parafallia johni* Geisthardt 1975 (Abb. 1, 2–3, 6, 8, 10)

Material: Nepal, Taplejung Distr., Uyam bis Tal der Hiwa (= Dewa) Khola, 1300–950 m, baumreiches Kulturland, 31. VIII. 1983 leg. Martens & Daams, 1 Expl. (Fundort 6 in Abb. 1). – Taplejung Distr., Tamur Khola, Chirua, 1200 m, Schluchtwald mit feinerdi-

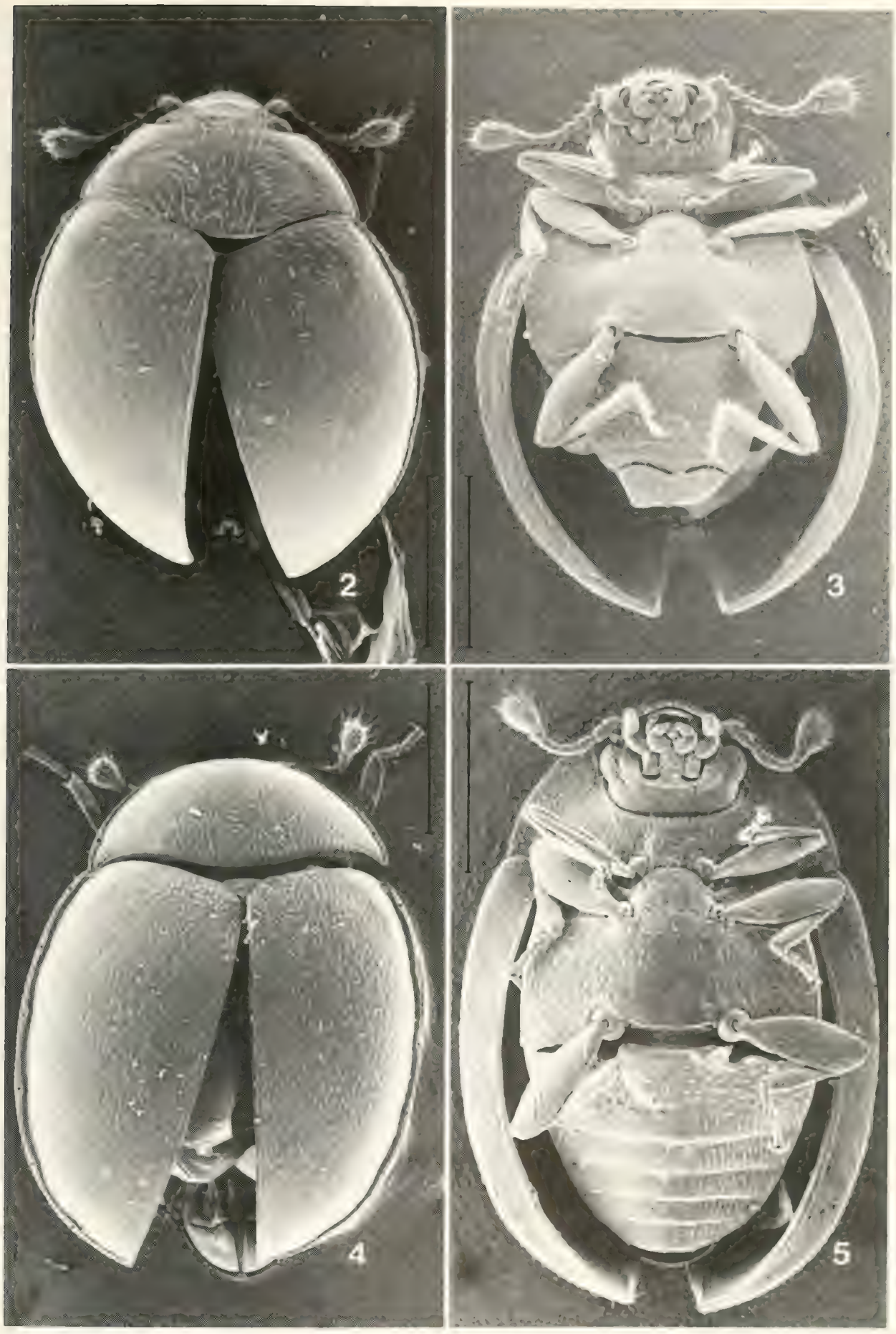


Abb. 2–5. Dorsal- und Ventralansicht. – 2–3. *Parafallia johni*, – 4–5. *Aphanocephalus gorkhus* n. sp. – Maßstriche: 0.5 mm.

gem Boden, 14. IX. 1983 leg. MARTENS & DAAMS, 1 Expl. (Fundort 5). – Terhathum Distr., zwischen Dumhan und Nessum, 800–1200 m, baumreiches Kulturland, 16. IX. 1983 leg. MARTENS & DAAMS, 4 Expl. (davon 2 REM-Präparate) (Fundort 4). – Terhathum Distr., oberhalb Nessum, 1350–1850 m, baumreiches Kulturland, 16. IX. 1983 leg. MARTENS & DAAMS, 1 Expl. (Fundort 3). – Alle Belege im SMNS.

Vergleichsmaterial: Nepal, Ramechap Distr., Tal der Likhu Khola, Aufstieg von Shivalaya zum Jiri-Grat, 2000 m, 9. IV. 1973 leg. MARTENS, 2 Paratypen (Senckenberg-Museum SMF 14456–7) (Fundort 2).

Das neu gesammelte Material stimmt mit äußeren Merkmalen der Typenserie überein, so daß artliche Übereinstimmung sicher erscheint. Morphologische Details siehe Abb. 2–3, 6, 8, 10) und Kap. 3. Noch nicht geklärt ist allerdings die Validität aller nominellen Arten der Gattung; möglicherweise existieren einige Synonyme. Das Verbreitungsgebiet der Gattung erstreckt sich von Java, Sumatra, Singapur, Burma bis Nepal und Ceylon.

2.2. *Aphanocephalus gorkhus* **n. sp.** (Abb. 1, 4–5, 7, 9, 11–16)

Holotypus ♂: Nepal, Gorkha Distr., Darondi Khola zwischen Doreni und Motar, 900–750 m, Salwald, 13. VIII. 1983 leg. MARTENS & SCHAWALLER (Fundort 1 in Abb. 1). – Beleg im SMNS.

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 3 ♂♂, 1 ♀, 2 REM-Präparate (Geschlecht nicht untersucht). – Alle Belege im SMNS.

Diagnose: Erste Art der Gattung aus dem Himalaya, anhand des ♂-Genitals in die Artengruppe von *pubescens* Grouvelle und *quadrimaculatus* Matthew gehörend. Artkenntlich durch Genitalbau des ♂, Färbung, Punktierung und Behaarung von Ober- und Unterseite.

Beschreibung (♂ ♀): Körper einfarbig dunkelbraun ohne Farbmuster, Körperlänge um 1.8 mm. Kopf ohne Besonderheiten, Unterseite Abb. 7; Antennen 9gliedrig; Pronotum mit größter Breite an der Basis, dort 2mal so breit wie median lang, die 2 Porenpunkte einfach lochförmig auf der Grenze zwischen Randleiste und Furche liegend (Abb. 9), Hinterrand mit Mikrostruktur (Abb. 15, Kap. 3), Vorderrand nur sehr schwach ausgerandet, Behaarung besonders an den Seiten kräftig, die einzelnen Haare länger als der Punkteabstand; Elytren mit größter Breite im vorderen Drittel. Randleiste gleichmäßig kräftig aufgebogen, vorn mit Einkerbung zur Aufnahme der Pronotum-Hinterecken (Abb. 9), Porenpunkte dorsolateral auf der Randleiste, Position der 6 Porenpunkte Abb. 4, Spitze der Elytren innen leistenförmig verdickt und mit schuppiger Mikrostruktur (Abb. 13, Kap. 3), Behaarung kräftig, die einzelnen Haare etwa so lang wie der Punkteabstand (Abb. 11); Metasternum und 1. Sternit an der Seite bedeutend kräftiger punktiert und behaart, in der Mitte fast glatt, 2.–5. Sternit punktiert und behaart wie die Elytren-Oberseite; Beine und die meisten Antennenglieder mit terrassenförmiger Cuticularstruktur (zum Beispiel Vordertibia Abb. 14); ♂-Genital Abb. 16; kein äußerer Sexualdimorphismus erkennbar.

Beziehungen: Die Tiere gehören nach den Gattungsbeschreibungen von JOHN (1956, 1958, 1959) zu *Aphanocephalus*; folgende Merkmale sprechen hauptsächlich dafür: Körperoberseite glatt und ohne Tuberkel, Bau des ♂-Genitals, Randleiste der Elytren von der Elytren-Scheibe durch eine Rinne abgesetzt, die 6 Porenöffnungen liegen im dorsalen Bereich dieser Randleiste, Randleiste der Elytren basal eingekerbt zur Aufnahme der Pronotum-Hinterecken, Antennen 9gliedrig.

Die Abgrenzung auf dem Artniveau bereitet innerhalb der Gattung generell Schwierigkeiten, was auch JOHN (1956) in seiner Gattungsrevision betont. Innerhalb der Gat-

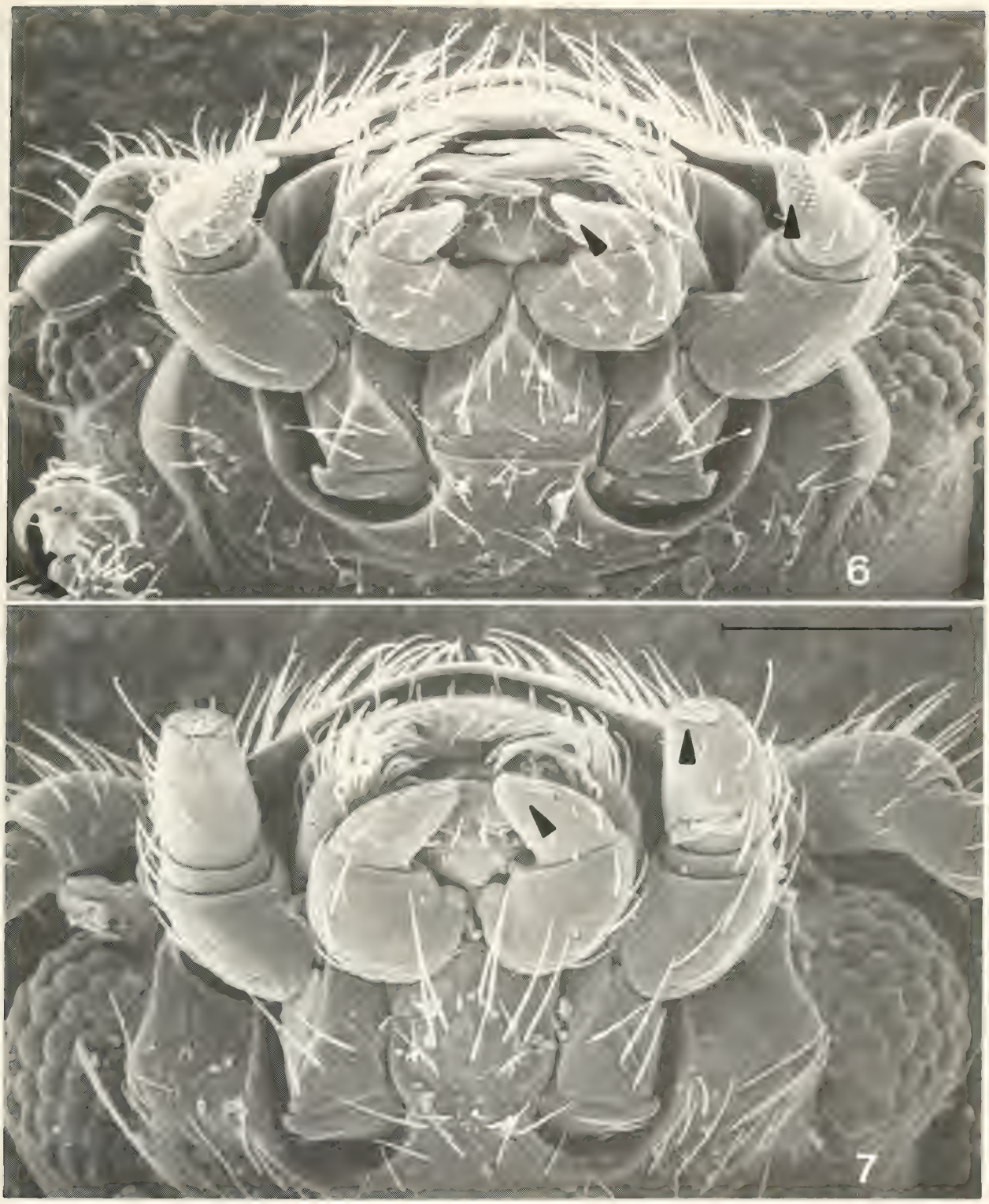


Abb. 6–7. Kopfunterseite. – 6. *Parafallia johni*, – 7. *Aphanocephalus gorkhus* n. sp. – Die Pfeile weisen auf unterschiedlichen Sensillenbesatz auf den Endgliedern von Maxillar- und Labial-Palpus. – Maßstrich: 0.1 mm.

tung sind rund 80 Arten aus Südost-Asien, Australien und Afrika beschrieben, die sich aufgrund des ♂-Genitals in einige festumrissene Gruppen einteilen lassen. Das ♂-Genital von *gorkhus* n. sp. (Abb. 16) besitzt den Bautypus von *pubescens* Grouvelle (Hongkong, Vietnam, Sumatra, Borneo, Formosa), *nigritans* John (Neu-Guinea), *quadrimaculatus* Matthew (Sumatra), *secretus* John (Formosa) und *modigbianii* Grouvelle (Insel Engano SW Sumatra). Innerhalb der Gruppen erfolgt eine Artentrennung nach dem ♂-Genital und nach Merkmalen der Punktierung, Behaarung und Farbmuster.

Ob diese teilweise subtilen Kriterien jedoch wirklich Kennzeichen von Biospezies sind, bleibt abzuwarten. Die Kombination dieser bislang gebräuchlichen Artkennzeichen ergibt bei den neuen Funden aus Nepal keine Übereinstimmung mit den Beschreibungen und Abbildungen bekannter Arten mit entsprechendem ♂-Genital, weshalb hier eine Neubenennung erfolgt. Gestützt wird die These von der Validität der nepalischen Art auch durch geographische Aspekte: *A. gorkhus* n. sp. repräsentiert den ersten Nachweis der Gattung im gesamten Himalaya und dürfte sich dort aus ökologischen Gründen von anderen orientalischen Arten (oft endemisch auf Inseln) separiert haben.

3. Mikrostrukturen von *Parafallia* und *Aphanocephalus*

Die mediane Längsfurche auf dem 7. Tergit (Abb. 12) dient offensichtlich als „Nut" für die Elytren, diese sind auf der Innenseite distal leistenförmig verdickt („Feder") und tragen eine schuppenartige Cutikularstruktur (Abb. 13). Dieser Verhakungs-Mechanismus könnte bedeutsam sein als Schutz vor Verdunstung oder vor Feinden. Dieses Merkmal ist höchstwahrscheinlich als Synapomorphie der Familie zu werten: Die auffällige Längsfurche auf dem letzten Tergit ist von allen Arten der Familie bekannt und fehlt bei (? allen) anderen Käferfamilien.

Die Randleiste der Elytren von *Aphanocephalus* besitzt basal eine Einkerbung zur Aufnahme der Pronotum-Hinterecken (Abb. 9). Dieses Merkmal tritt auch bei der Gattung *Profallia* auf, fehlt jedoch bei *Parafallia* (Abb. 8). Möglicherweise handelt es sich um einen Hinweis auf nähere Verwandtschaft von *Aphanocephalus* und *Profallia*, wohingegen *Parafallia* einer anderen Entwicklungslinie angehören würde.

Der Pronotum-Hinterrand zeigt bei beiden Gattungsvertretern eine Cuticularstruktur (Abb. 15), die wahrscheinlich einen Verhakungs-Mechanismus zwischen Pronotum und Elytren darstellt. Das schuppenförmige Widerlager befindet sich am abschüssigen Teil der Elytrenbasis.

Die Laufbeine (und einige Antennenglieder) beider Gattungsvertreter zeichnen sich durch eine terrassenförmige Mikroskulptur aus (Vordertibia Abb. 14), die möglicherweise als „Anti-Adhäsions-Einrichtung" (Schmalfuss 1978b bei Asseln) dient. Diese Strukturen verhindern vielleicht ein Festkleben von feuchten Substratpartikeln durch Minderung der Kontaktflächen. Der Fang von jeweils größeren Serien während der Monsunzeit in Nepal spricht für eine hygrophile Lebensweise. Eine andere denkbare Erklärung dieser Struktur wäre ein Verhakungs-Mechanismus in Substratspalten, um ein Herausziehen durch Freßfeinde zu verhindern (Schmalfuss 1978a bei Dekapoden). Vergleichbare cuticulare Terrassenstrukturen auf den Extremitäten oder Elytren besitzen auch *Geodessus besucheti* Brancucci 1979, eine ausnahmsweise in feuchten Landhabitaten lebende Art der sonst wasserbewohnenden Dytiscidae (Brancucci 1985: Abb. 3) und Vertreter der gewöhnlich an feuchteren Stellen vorkommenden Laufkäfergattung *Bembidion* (Müller-Motzfeld 1987: Taf. 10).

Der hintere Porenpunkt auf dem Pronotum ist beim *Aphanocephalus*-Vertreter ein einfaches Loch (Abb. 9), während die *Parafallia*-Art noch zusätzlich eine Ringfurche um diesen Porus besitzt (Abb. 8). Ob dies Gattungs- oder Art-Kriterien sind, muß noch an weiteren Arten untersucht werden.

Das letzte (vierte) Glied der Maxillen ist bei *Parafallia* spitz konisch (Abb. 6), bei *Aphanocephalus* hingegen stumpf (Abb. 7). Damit geht ein unterschiedlicher Sensillen-Besatz einher, möglicherweise ein Hinweis auf unterschiedliche Ausnutzung von Nahrungs-Ressourcen bei *Parafallia* und *Aphanocephalus*.

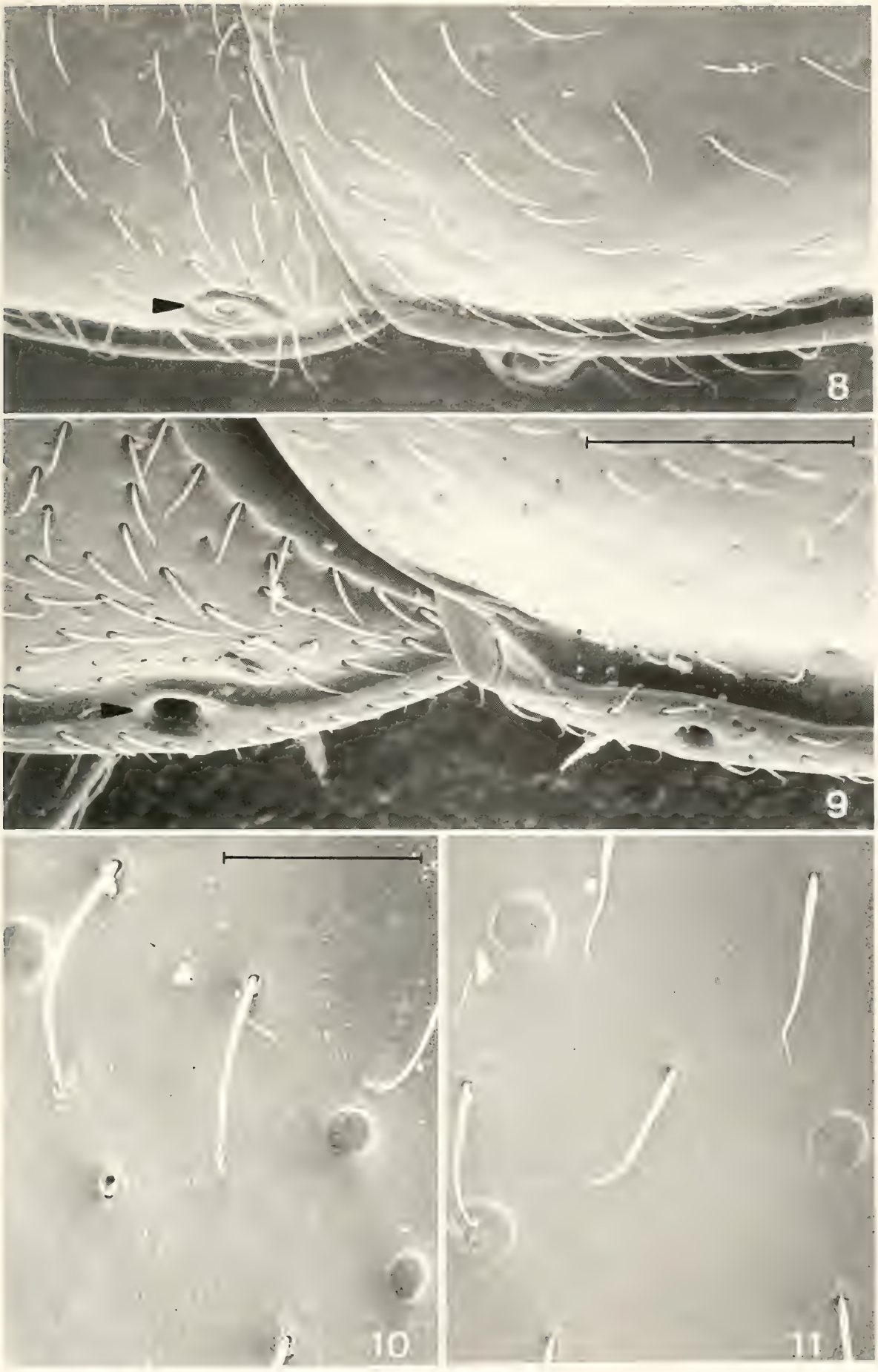


Abb. 8–9. Pronotum-Hinterwinkel mit Porus (Pfeil) und Elytren-Schultern. – 8. *Parafallia johni*, – 9. *Aphanocephalus gorkhus* n. sp.

Abb. 10–11. Elytren-Oberfläche. –10. *Parafallia johni*, – 11. *Aphanocephalus gorkhus* n. sp. – Maßstriche: 0.1 mm (8–9) und 0.03 mm (10–11).

Abb. 12–15. *Aphanocephalus gorkhus* n. sp. – 12. Tergit 7 mit „Elytren-Nut" und schuppenförmiger Mikroskulptur. – 13. Elytrenspitze von innen mit Mikroskulptur. (Der Pfeil weist Richtung Scutellum). – 14. Terrassenförmige Mikroskulptur der Extremitäten, hier Tibia; – 15. Mikroskulptur des Pronotum-Hinterrandes. (Der Pfeil weist zur Basis). – Maßstriche: 50 µm (12), 30µm (13), 10 µm (14–15).

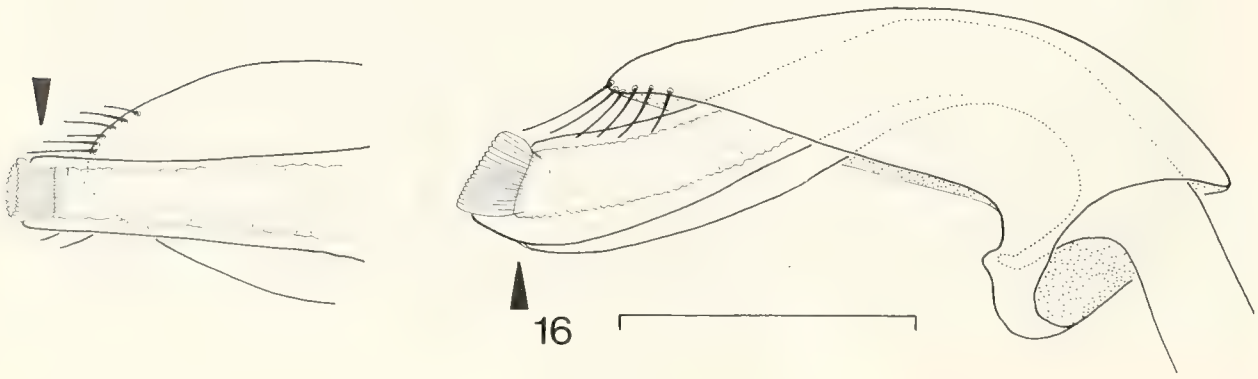


Abb.16. *Aphanocephalus gorkhus* n. sp., Aedoeagus. – Die Pfeile weisen auf die Beobachtungsrichtung der jeweils anderen Ansicht. – Maßstrich: 0.2 mm.

4. Literatur

BRANCUCCI, M. (1985): A review of the biology und structure of *Geodessus besucheti* Brancucci (Coleoptera, Dytiscidae). – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **137**; 29–32; Philadelphia.

GEISTHARDT, M. (1975): *Parafallia johni* n. sp. aus Nepal (Coleoptera: Discolomidae). – Senckenbergiana biol., **56**; 39–41; Frankfurt.

JOHN, H. (1956); Revision der Gattung *Aphanocephalus* Woll. (Notiophygidae, Col.). – Ent. Bl., **52**; 1–35; Krefeld.

– (1958): Neue Spezies der Gattung *Aphanocephalus* Woll. (Discolomidae = Notiophygidae, Col.). – Ann. Mus. civ. Stor. nat., **70**: 116–129; Genova.

– (1959): Fam. Discolomidae (= Notiophygidae). – Genera Insectorum, **213**: 1–56; Bruxelles.

MÜLLER-MOTZFELD, G. (1987): Die Gruppen des *Bembidion* (Subgenus: *Ocydromus* Clairv.) *decorum* Zenker (Coleoptera: Carabidae). – D. ent. Z., **33**: 137–175; Berlin.

SCHMALFUSS, H. (1978a): Structure, patterns, and function of cuticular terraces in recent and fossil arthropods. I. Decapod Crustaceans. – Zoomorphologie, **90**: 19–40; Heidelberg.

– (1978b): Morphology and function of cuticular micro-scales and corresponding structures in terrestrial isopods (Crust., Isop., Oniscoidea). – Zoomorphologie, **91**: 263–274; Heidelberg.

Anschrift des Verfassers:

Dr. WOLFGANG SCHAWALLER, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 24 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 411	43 S.	Stuttgart, 31. 12. 1987

Curculionidae from the Nepal Himalayas*) Part 1. Molytinae (Insecta: Coleoptera)

By Vladimir V. Zherichin, Moscow

With 136 figures

Summary

25 Nepalese species of Molytinae s. l., including Anchonini, Paipalesomini and Acicnemidini, are treated, with 6 species identified up to the generic level only. The following new taxa are described: *Microniphades* **n. gen.**, *M. schawalleri* **n. sp.**, *Niphadonyx martensi* **n. sp.**, *Niphadomimus* **n. gen.**, *N. nigriventris* **n. sp.** (type species), *N. niger* **n. sp.**, *Leptanchonus major* **n. sp.**, *L. minor* **n. sp.**, *Himalanchonus* **n. gen.**, *H. thoracicus* **n. sp.** (type species), *H. erirrhinoides* **n. sp.**, *Nepalanchonus* **n. gen.**, *N. aurosquamosus* **n. sp.**, *Falsanchonus* **n. gen.**, *F. ausobskyi* **n. sp.**, *Acamptella* **n. gen.**, *A. rhododendri* **n. sp.** (type species), *A. rhododendri mustangensis* n. subsp., *A. bicolor* **n. sp.**, *Trachodisca* **n. gen.**, *T. synophthalma* **n. sp.**, *Microplinthus* **n. gen.**, *M. morimotoi* **n. sp.** (type species), *M. setulosus* **n. sp.**, *M. minimus* **n. sp.** Probably most of these new species are litter-dwellers. The following new synonymies are proposed: Aminyopini Voss 1955 = Niphadonothina Voss 1965, *Niphadonyx* Dalla Torre et Schenkling 1932 = *Cryptocerus* Faust 1887 = *Cryptoceroides* Dalla Torre et Schenkling 1932 = *Aminyops* Voss 1955. Keys are given to the genera and subgenera of Aminyopini, to the genera allied to *Leptanchonus* Morimoto 1982 and to the species of the genus *Niphadonyx*. The composition and diagnosis of the tribe Aminyopini are revised.

Zusammenfassung

25 Arten der Molytinae s. l., einschließlich Anchonini, Paipalesomini und Acicnemidini, aus Nepal werden behandelt; davon werden 6 Arten nur bis zur Gattung identifiziert. Die **neuen Taxa** und die **neuen Synonyme** sind im vorhergehenden Kapitel „Summary" aufgelistet. Die meisten der neuen Arten sind wahrscheinlich Bodenbewohner. Bestimmungsschlüssel wurden erstellt für die Gattungen und Untergattungen der Aminyopini, für die Gattungen aus der Verwandschaft von *Leptanchonus* Morimoto 1982 und für die Arten der Gattung *Niphadonyx*. Die Zusammensetzung und Diagnose des Tribus Aminyopini wird revidiert.

---

*) Results of the Himalaya Expeditions of J. Martens, No. 145. – No. 144: Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) 410: 1–9, 1987. – J. M. sponsored by Deutscher Akademischer Austauschdienst and Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Contents

1. Introduction . . . 2
2. Tribe Aminyopini . . . 3
2.1. *Niphades* Pascoe 1871 . . . 5
2.2. *Microniphades* **n. gen.** . . . 5
2.3. *Niphadonyx* Dalla Torre & Schenkling 1932 . . . 9
3. *Niphadomimus*-group . . . 15
3.1. *Niphadomimus* **n. gen.** . . . 15
4. Tribe Anchonini . . . 18
4.1. *Leptanchonus* Morimoto 1982 . . . 20
4.2. *Himalanchonus* **n. gen.** . . . 23
4.3. *Nepalanchonus* **n. gen.** . . . 24
5. *Falsanchonus*-group . . . 27
5.1. *Falsanchonus* **n. gen.** . . . 28
6. *Acamptella*-group . . . 30
6.1. *Acamptella* **n. gen.** . . . 30
6.2. *Trachodisca* **n. gen.** . . . 35
7. *Anchonidium*-group . . . 37
7.1. *Microplinthus* **n. gen.** . . . 37
8. Tribe Paipalesomini . . . 41
8.1. *Peribleptus* Schoenherr 1843 . . . 41
9. Tribe Acicnemidini . . . 43
9.1. *Acicnemis* Lacordaire 1866 . . . 43
10. References . . . 43

1. Introduction

Prof. Dr. Jochen Martens (Mainz) has kindly submitted to me for examination the rich and interesting collection of weevils made during his expeditions to Nepal in 1969–1983. The weevil fauna of Nepal is still poorly known, and therefore a great proportion of undescribed species might be expected to be found in this collection, representing even undescribed genera or genera not recorded until now from the entire Himalayan subregion. This is especially true for various cryptobiotic, mainly litter-inhabiting species which are well represented because of the way of collecting: This is that very fraction of the Asiatic weevil fauna which is particularly inadequately known.

The first part of a series of taxanomic papers based on this material deals with the subfamily Molytinae (Hylobiinae) treated here in the broad sense, including Anchonini, Paipalesomini and Acicnemidini which are considered by some authors to be separate subfamilies. The Mecyslobini, which are not included here, are studied by Dr. B. A. Korotyaev (Leningrad) and the results of his study will be presented later. Also members of *Amphialodes* Marshall 1948 and allied genera, with a doubtful systematic position between Molytinae and Cryptorhynchinae, are not discussed in this paper.

The suprageneric division within the Molytinae is far from satisfactory. I am unable to avoid the use of partly evidently heterogenous and unnatural taxa of tribal or subtribal rank created by previous authors, because a full revision of them has been impossible. I believe that the proposition of a number of new formal names for genera which do not fit easily in the present suprageneric classification would be unsuitable before such a revision has been carried out. That is why I prefer to establish some informal suprageneric groups of indefinite rank instead of new tribes or subtribes, the more so as most of such groups seem to be too small and probably will be retained in the future natural system only as groups of genera.

Unfortunately, there are many species represented in the collection by a single specimen only sometimes somewhat damaged. The description of a new species on the base

of a single specimen is of course undesirable in general. However, if such a principle were carried out firmly in this study, too many species would be left unnamed, including some highly interesting forms. Therefore, I have considered at least the most important species warranting a description even if they are represented by the holotypes only.

The collecting localities in Nepal of all studied specimens are summarized in a map (fig. 136).

The main part of the collection, including all holotypes, has been deposited in the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS); some paratypes, as well as some other duplicate specimens, are housed in the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, Leningrad (ZIL).

I thank Prof. Dr. J. Martens (Mainz) for the loan of this interesting collection and assistance for the publication; Dr. B. A. Korotyaev for the placing at my disposal comparative materials from the Zoological Institute, Leningrad; Dr. S. I. Golovatch (Moscow), Dr. W. Schawaller and Dr. H. Schmalfuss (both Stuttgart) for reading and checking the manuscript; and my wife for technical help.

2. Tribe Aminyopini

1965 Niphadonothina Voss: 344, **n. syn.**

This tribe was established by Voss (1955, p. 30, in key) for the wingless Hylobiinae with appendiculate claws, more or less developed prosternal channel, and contiguous front coxae. Originally, it included the single genus *Aminyops* Voss 1955, which is a junior synonym of *Niphadonyx* Dalla Torre et Schenkling 1932. In fact, winged *Niphades* Pascoe 1871 are closely related to this group and may well be included here as the most plesiotypic genus which connects the Aminyopini with the Hylobiini.

Aslam (1963) has demonstrated that this group (including *Niphades*) is also well characterized by the structure of the proventriculus. Aslam, as well as Morimoto (1982), pointed out the heterogeneity of the tribe Lithinini, where *Niphades* had earlier been placed, and emphasized its close affinities with *Niphadonyx.* However, no formal suprageneric taxa were proposed for these genera by either of these authors. Now, when the synonymy of *Aminyops* with *Niphadonyx* is established, the name Aminyopini Voss 1955 is available for such a taxon, but the diagnosis given by Voss (1955) in this key must be changed radically to include *Niphades*. The rank of the Aminyopini is still open to question. I accept them as a separate tribe according to Voss, but they are closely related to the Hylobiini, and may form a well-defined compact subtribe within the latter. A generic revision of Hylobiini is necessary to solve this problem.

In 1965, Voss established, within Lithinini, a new monobasic subtribe Niphadonothina for his new genus *Niphadonothus* Voss 1965 from E-Africa. Curiously enough, he paid no attention to the fact of the virtual identity of his own characteristics given for both Niphadonothina and Aminyopini. I have examined an underscribed *Niphadonothus* species from Ethiopia and found it very closely allied to *Niphadonyx*. There can be no doubt whatever of the synonymy of Niphadonothina with the Aminyopini.

Diagnosis of the tribe

Winged or wingless Molytinae with rostrum moderately long and stout, neither separated from head by transverse sulcus nor distinct impression; its sculpture is not in a sharp contrast with that of head which is never highly polished; scrobes lateral, ante-

riorly shortly visible from above, directed beneath base of rostrum from which they are distinctly separated; eyes large, acuminate below, quite flat, placed lateroventrally; frons between them wide; antennae subapical, with 7-jointed funicle; postocular lobes well-developed; base of elytra arched or obliquely truncate, not bilobate; front coxae contiguous; trochanteral seta present; tibiae with more or less regular rows of setae, apical setose fringe oblique; tibial uncus well-developed; tarsal claws appendiculate or at least with a distinct basal tooth; prosternum distinctly excavated before the coxae and excised anteriorly, the excavation is bordered laterally by a longitudinal ridge which may be weak or very distinct; 1st abdominal intersegmental suture strongly curved, more or less obliterated medially; last ventrite with two long apical setae or with two small groups of such setae; proventriculus with anterior plate of transverse rows of short spines (not examined in *Niphadonothus* and *Microniphades*).

Key to the genera and subgenera of Aminyopini

As no differences between the closely related *Niphadonyx* and *Niphadonothus* have previously been mentioned anywhere, I give here a key to the genera (and subgenera) of Aminyopini, including also one more new genus from Nepal.

1 Wings present; elytra with clearly prominent rectangular shoulders, strongly tuberculate dorsally, subapical tubercle distinct; pronotum tuberculate or coarsely rugosely granulate, feebly bisinuate at base; legs longer and slender, hind femora reach to base of last ventrite; tibiae straight, neither strongly dilated apically nor flattened (fig. 30); claws appendiculate, i. e. their inner teeth long (fig. 35); metasternum longer than mid-coxae; 2nd ventrite about as long as two following combined (*Niphades*) **2**

– Wings absent; elytra with neither shoulders nor subapical tubercles, dorsally regulary or rather irregularly granulate; pronotum punctate or rugosely punctate, usually with a median carina, not bisinuate at base; legs shorter and usually stouter (excluding *Microniphades*), hind femora reach only to base of penultimate ventrite; metasternum not longer than mid-coxa; 2nd ventrite shorter than two following together (except *Microniphades*) **3**

2 Prosternal excavation bordered laterally by a wrinkle or a flat, not tooth-like carina . . . . . subg. ***Niphades*** s. str.

– Prosternal excavation bordered laterally by a strongly raised, sharp carina forming a distinct tooth before the coxa . . . . . subg. ***Scaphostesthus***[1)]

3 Rostrum short and stout, 1.25 – 1.50 times as long as broad (fig. 17), almost straight; submentum slightly narrowing basally (fig. 21), antennal funicle gradually thickened distad, very indistinctly separated from club, its distal joints strongly transverse, compactly articulated, two apical joints with abundant recumbent setae besides the usual long erect bristles (fig. 24); base of pronotum obliquely truncate; elytra long, elliptical, widest not behind their middle (fig. 2); tarsal claws with a small basal tooth each (fig. 36); mid-coxae more distant, mesosternal process between them more trapeziform, shorter than broad, vertically sloping in front, metasternal process very short and wide (fig. 42) . . . . . ***Niphadonothus***

– Rostrum longer and more slender, at least twice as long as broad (figs. 16, 18, 19); submentum strongly narrowing basad (fig. 20); antennal funicle much less thickened towards apex, clearly separated from club, its distal joints globose, not transverse, loosely articulated, only last joint with a few recumbent setae besides the usual long erect bristles (figs. 22, 25–29); base of pronotum convex, arched; elytra more or less ovate, usually widest well behind their middle,

---

[1)] Though *Scaphostethus* is usually treated as a simple synonym of *Niphades*, I believe, it should be regarded as a well-defined subgenus of the latter; *Pseudoconotrachelus* Voss 1932 is a junior synonym of *Scaphosthetus*.

rarely nearly elliptical; mid-coxae narrowly separated, mesosternal process between them triangular, not shorter than broad, mesosternal process long and narrow (figs. 41, 43, 44) 4

4 Pronotum and elytra dorsally sparsely clothed, with long, stout and erect setae forming regular rows on elytral intervals 1–7; elytra as well as pronotum only slightly convex both longitudinally and transversally; all tibiae narrow, not dilated apically and not flattened (fig. 31); tarsal claws with a small basal tooth each (fig. 37); mesosternal intercoxal process gently sloping forward; body length less than 6 mm . . . . . ***Microniphades* n. gen.**

– Pronotum and elytra with sparse and short inconspicuous setae which may almost disappear; middle and hind tibiae strongly dilated apically, more or less curved and flattened (figs. 33, 34); mesosternal intercoxal process steeply and usually angularly, rarely almost vertically sloping in front; tarsal claws appendiculate, i. e. with a long inner tooth which is at least 1/3rd as long as the claw proper (figs. 38–40); body length 8 to 13 mm . . . . . ***Niphadonyx.***

2.1. *Niphades* Pascoe 1871

2.1.1. *Niphades* (s. str.) sp. (figs. 23, 30, 35)

Material: Ramechap Distr., Mt. Chordung/Jiri, 2900 m, (end of) III. 1973, leg. Martens, 1 ♂ (SMNS).

Probably a new species allied to *N. pardalotus* Pascoe 1871.

2.2. *Microniphades* **n. gen.**

Type species: *Microniphades schawalleri* n. sp.

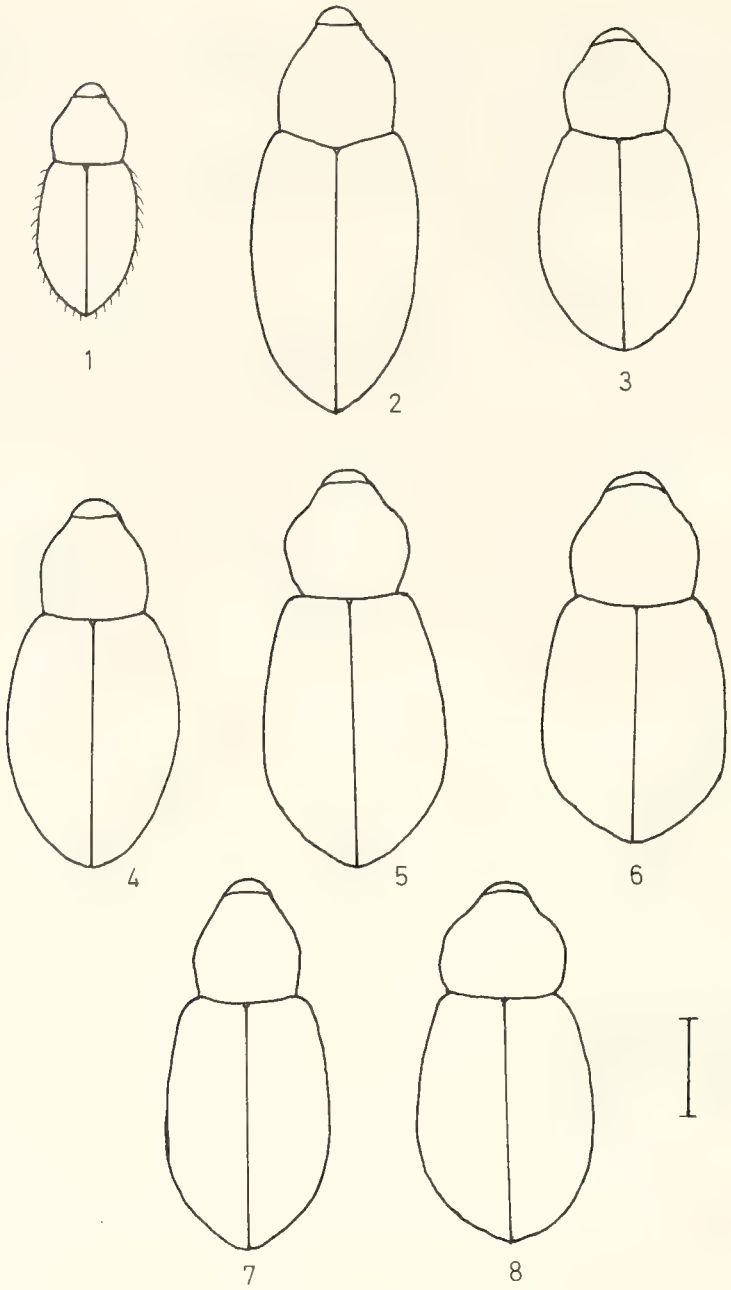
Description: A genus of Aminyopini closely allied to *Niphadonyx*. Rostrum rather slender, shorter than pronotum, about twice as long as broad, slightly curved. Submentum strongly narrowing toward base. Antennal scape long and slender, about as long as funicle; latter long and slender, its distal joints subglobular, about as long as broad, loosely articulated, last joint with a few recumbent setae besides the usual erect bristles, penultimate joint without such setae. Club distinctly separated from funicle, ovate, widest about its basal third. Pronotum almost flat longitudinally as well as transversally, arched at base, dorsally coarsely punctate and sparsely clothed with long and stout erect setae, with a distinct median carina. Scutellum very small but visible. Elytra almost elliptical, widest near their middle, without shoulders, very flatly convex longitudinally and almost flat transversally, with sides steeply sloping inwards after the slightly carinate 7th interval; not tuberculate dorsally, intervals 1 to 7 each with a row of long and stout erect setae, lateral intervals with short recumbent setae; suture slightly raised basally; no subapical tubercle. Wings absent. All femora slender, gently clavate, not toothed, only slightly angulate below; hind femora reach to base of penultimate ventrite. All tibiae slender, nearly straight, neither dilated apically nor flattened. Tarsal claws with a short tooth each. Prosternal excavation flat, bordered laterally by an obtuse low elevation. Mid-coxae narrowly separated, mesosternal process between them narrow, triangular, gently sloping forward; metasternal process narrow. 2nd ventrite about as long as the following two together.

The single species of this genus is the smallest known member of the Aminyopini.

2.2.1. *Microniphades schawalleri* **n. sp.** (figs. 1, 9, 16, 22, 31, 37, 41)

Holotype: Nepal, Gorkha Distr., Chuling Khola, S Kalo Pokhari, 3600 m, *Betula* stand on moraine, 7. VIII. 1983, leg. Martens & Schawaller, ♀ (SMNS).

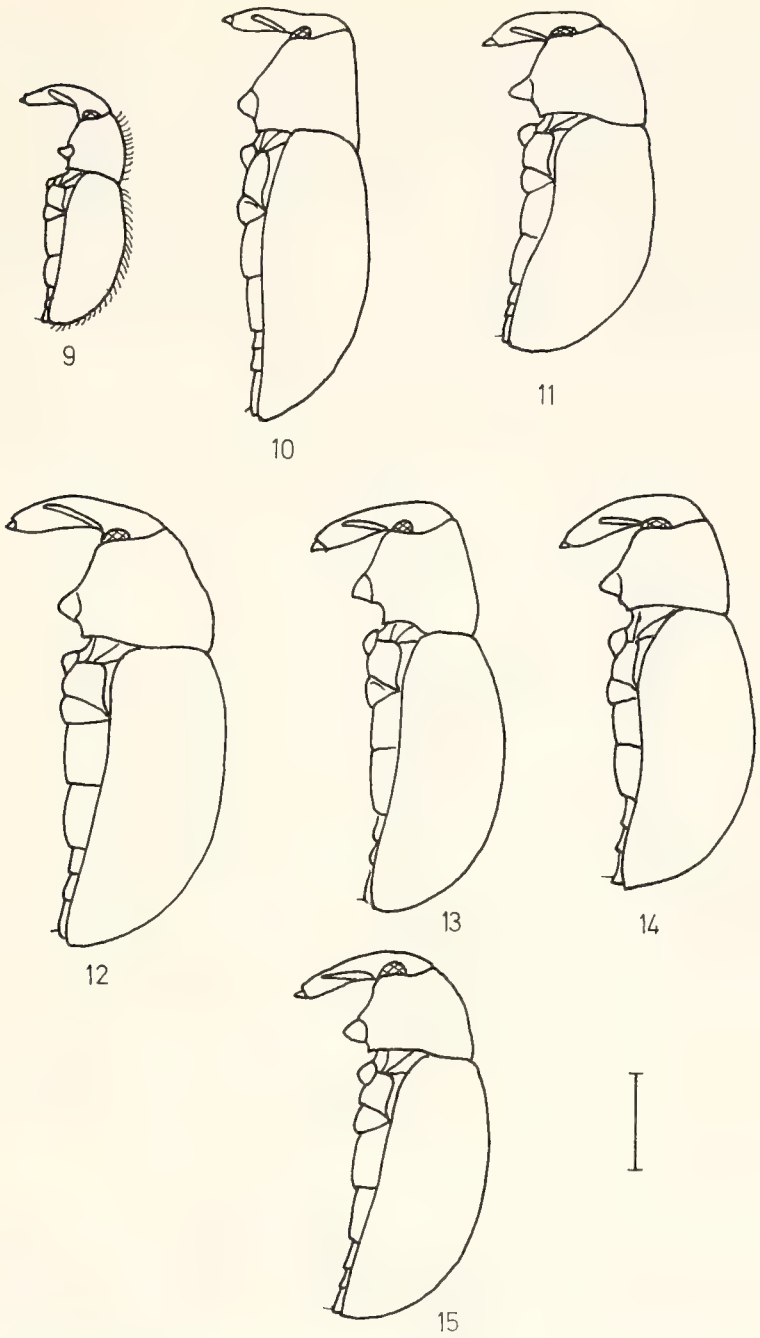
Named in honor of Dr. W. Schawaller who attended the 1983 expedition.



Figs. 1–8. Aminyopini, dorsal view. – 1. *Microniphades schawalleri* n. sp. ♀, – 2. *Niphadonothus* sp. ♀, – 3. *Niphadonyx przewalskii* Faust ♂, – 4. *Niphadonyx ferus* Faust ♂, – 5. *Niphadonyx martensi* n. sp. ♂, – 6. *Niphadonyx martensi* n. sp. ♀, – 7. *Niphadonyx nepalensis* Voss ♀, – 8. *Niphadonyx* sp. ♀. – Scale: 1.0 mm.

♀. Nearly uniformly ferrugineous, a little shiny; erect setae on pronotum and elytra of same colour, other setae pale.

Rostrum shorter than pronotum (4.0 : 5.5), gently curved dorsally and almost straight ventrally, densely and coarsely rugosely punctate from base to antennal insertion, sparsely and very finely punctate apically; interspaces between points at the coarsely punctated part longitudinally wrinkle-like confluent, with traces of an irregular median carina. Head similarly densely and coarsely punctate in front; points become much more shallow behind eyes, where they are transversely confluent forming a kind of flat concentric rugosity; pubescence absent. Antennae with a straight, strongly clavate scape bearing a few half-recumbent setae mostly at thickened part. Two basal joints of funicle equal in length, much longer than broad, 2nd more slender; joints 3 to

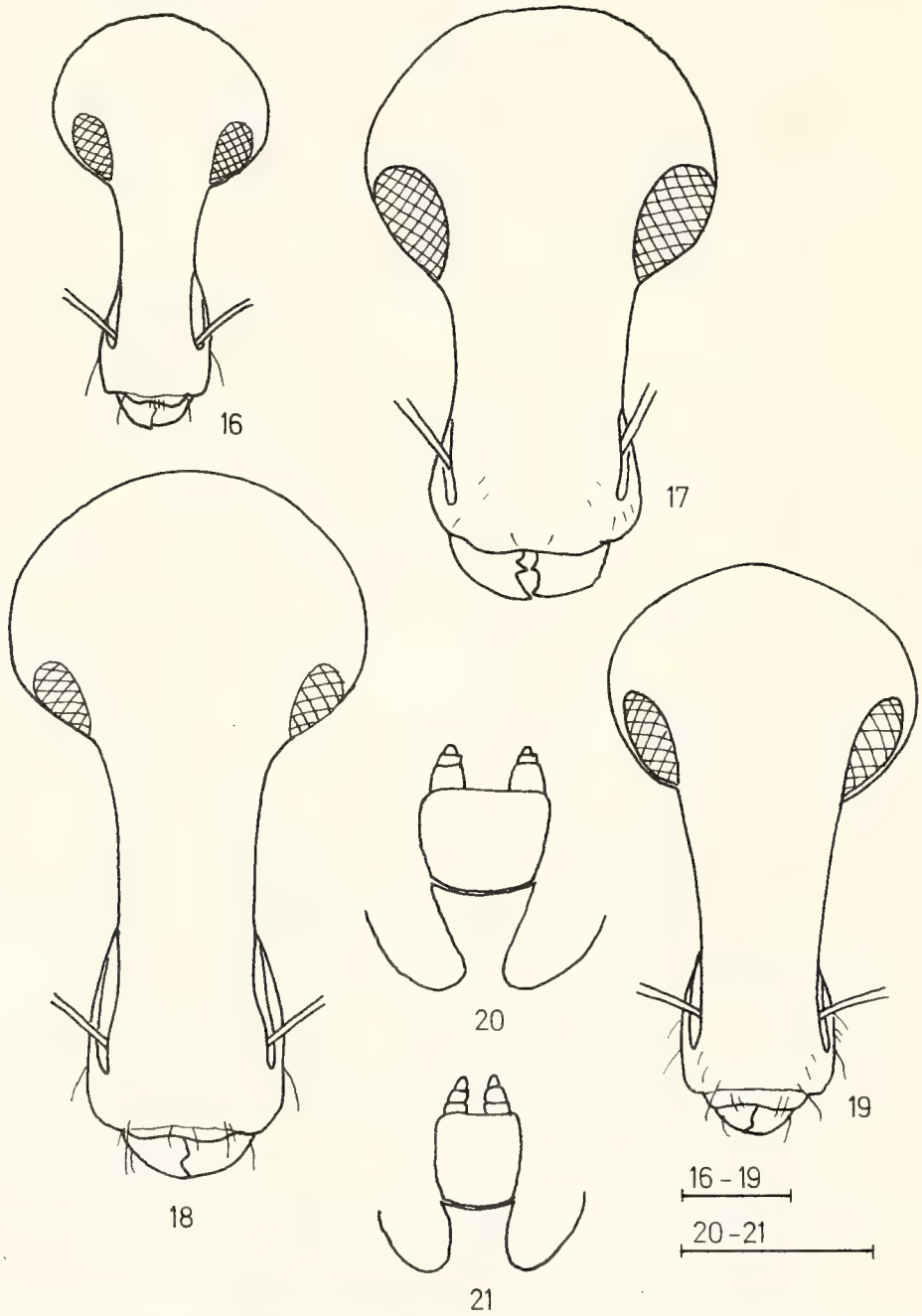


Figs. 9–15. Aminyopini, side view. – 9. *Microniphades schawalleri* n. sp. ♀, – 10. *Niphadonothus* sp. ♀, – 11. *Niphadonyx przewalskii* Faust ♂, – 12. *Niphadonyx ferus* Faust ♂, – 13. *Niphadonyx martensi* n. sp. ♀, – 14. *Niphadonyx nepalensis* Voss ♀, – 15. *Niphadonyx* sp. ♀. – Scale: 1.0 mm.

6 globose, moniliform, nearly equal, as long as broad, 7th joint much wider, but of the same shape. All funicular joints with erect bristles which are about twice as long as joints' width. Club acuminate apically, about 1.75 times as long as broad and as long as last five joints of funicle combined.

Pronotum about as long as broad, widest in front of middle, rounded on sides, slightly constricted before apex which is more narrow than base; irregularly, coarsely and densely (but not rugosely) punctate, points mostly rather shallow (less so near the apex), bearing a very short and rather stout, recumbent, scale-like seta combing transversally; interspaces between the points narrow, a little uneven, laterally more raised, dorsally nearly flat, finely shagreen, with long erect narrow scale-like setae; median carina low, impunctate, shortened both in front and behind.

Elytra nearly elliptical, a little wider than prothorax, slightly rounded laterally, conjointly rounded apically, gently convexly sloping behind, with regular rows of large, round, rather shallow and distant points; each point with a small raised granule anteriorly, and each granule with a small recumbent scale hanging over the point (length of a scale is about a half of the diameter of the corresponding point). Dorsal elytral intervals (from 1 to 7) about as wide as points, not raised throughout but with more or less regular, rather low elevations occupying all the width of the interval, finely shagreen; each interval with a row of long, erect, narrow, scale-like setae attached to the elevations, and between them a few, also linearly spaced, minute, recumbent scales like those in the elytral points; between the elevations the intervals lie at the same level with the bridges between the points. Distance between the setae more than their length. Lateral intervals (from 8th) narrower, with suberect, long setae.



Figs. 16–19. Aminyopini, head and rostrum. – 16. *Microniphades schawalleri* n. sp. ♀, – 17. *Niphadonothus* sp. ♀, – 18. *Niphadonyx martensi* n. sp. ♀, – 19. *Niphadonyx przewalskii* Faust ♀.

Figs. 20–21. Aminyopini, submentum. – 20. *Niphadonyx martensi* n. sp., – 21. *Niphadonothus* sp. – Scale: 0.5 mm.

Side-pieces of mesosternum smooth, impunctate, bare; metepisternum with four very shallow large points; metasternum and two first ventrites coarsely and sparsely punctate, bare, each point bears a short seta at its anterior margin; ventrites 3 and 4 smooth, impunctate, with a few minute setae; last ventrite broadly rounded, impunctate, flat.

Femora coarsely and shallowly rugosely punctate, sparsely clothed with half-recumbent setae. Tibiae shorter than the corresponding femora, longitudinally punctate, with obliquely erect rather long setae. 1st tarsal joint longer than 2nd which is as long as broad; lobes of 3rd joint short and narrow; onychium long, curved, gradually thickened toward apex.

Length (without rostrum) 5.8 mm.

2.3. *Niphadonyx* Dalla Torre & Schenkling 1932

1932 *Niphadonyx* Dalla Torre et Schenkling, Coleopt. Catal., pt. 122, Hylobiinae: 59.
1887 *Heteronyx* Faust, Horae Soc. ent. Ross., 20: 172.
1887 *Cryptocerus* Faust, Horae Soc. ent. Ross., 20: 261; **n. syn.**
1932 *Cryptoceroides* Dalla Torre et Schenkling, Coleopt. Catal., pt. 122, Hylobiinae: 59; **n. syn.**
1955 *Aminyops* Voss, Ent. Bl. Biol. Syst. Käfer, 51: 29; **n. syn.**

The examination of the type species of both *Cryptocerus* and *Cryptoceroides*, *C. przewalskii* Faust 1887 from Tibet, has convinced me that it cannot be separated from *Niphadonyx* at the generic level. I have not seen the type species of *Aminyops, A. castanea* Voss 1955 from Yunnan, China, but the second species, *A. nepalensis* Voss 1970, is a doubtless member of *Niphadonyx*, and the generic diagnosis given by Voss includes no characters which could separate these two genera.

This genus is widely distributed in the high mountains of Central Asia from Pamir to N-Yunnan and seems to be well-represented in the Himalayas.

Key to the species of *Niphadonyx*

As the only published key to *Niphadonyx* includes two species only (Pajni & Sood 1982), I give here a new and more complete key. *N. castaneus* Voss 1956 and *N. foveatus* Pajni & Sood 1982 are included on the base of the original descriptions; *N. ferus* var. *laevior* Hustache 1928 is excluded because of the uncertainty as regards its identity.

1 Scape short, shorter than funicle; the latter more stout, its 1st joint slightly longer than 2nd (fig. 25); femora unarmed. Head densely and more or less rugosely punctate; pronotum coarsely punctate, without smooth dorsal patches except for a flatly elevated impunctate median line; elytral intervals 1, 3, 5 and 7 more elevated than the others **2**

– Scape longer, as long as funicle; the latter more slender, its two basal joints equal in length; femora (at least the hind pair) with a distinct tooth below **3**

2 The even elytral intervals regularly set with large flat tubercules. Length 7.2 mm. China: N-Yunnan . . . . . ***castaneus* n. comb.**

– The even elytral intervals as well as the uneven ones minutely and irregularly densely granulate. Pronotum and elytra strongly convex longitudinally (fig. 11); mesosternal side-pieces punctate; tibiae unusually strongly dilated and flattened (fig. 34); aedeagus strongly curved, truncate at apex (figs. 45, 46). Length 6.5 – 7.2 mm. China: Tibet . ***przewalskii* n. comb.**[2)]

[2)] I have examined five specimens of both sexes determined by B. A. Korotyaev (ZIL); they were collected in May 1901 in different sites in the basin of the Upper Yangtze River by P. K. Kozlov.

3 Elytral punctate rows roughed with distinct minute granules; intervals with more elevated tubercles and with similar irregular minute rough granules between them. Head densely punctate and more or less concentrically rugose behind; pronotum coarsely punctate, without smooth dorsal patches except for a flatly elevated, impunctate, median line . . **4**

– Elytral punctate rows and their intervals without minute rough granules and, consequently, elytra distinctly more shiny **5**

4 Pronotum slightly constricted apically; elytra more elliptical, widest near middle (fig. 4); elytral points not detectable between the granules; two first ventrites very shallowly punctate; aedeagus distinctly narrowing toward acuminately rounded apex (fig. 48), Length 8.1 – 9.3 mm. USSR: Tadjikistan (Pamir); India: Kashmir . . . . . *ferus*

– Pronotum more sharply constricted apically; elytra more obovate, widest well behind middle (figs. 5, 6); two first ventrites more deeply punctate; aedeagus less curved, nearly parallel-sided, obtusely rounded at apex (figs. 49, 50). Length 8.2 – 8.7 mm. Nepal ***martensi* n. sp.**

5 A large species (length 12.8 – 13.2 mm). Pronotum closely rugosely punctate, without smooth dorsal patches except for a narrow, carinate median line; elytral intervals equally convex, the uneven intervals not raised. Aedeagus broadly truncate at apex. India: Kashmir . . . . . *foveatus*

– Smaller species (less than 10 mm in length). Pronotum, besides usual impunctate median line, with two irregular discal smooth areas; elytra with intervals 1,3, 5, and 7 distinctly more elevated than the others **6**

6 Rostrum and head relatively sparsely punctate; pronotum as long as broad, slightly constricted apically (fig. 7), less convex longitudinally; elytra more narrow and less convex longitudinally (fig. 14). Mesosternal side-pieces impunctate. Length 6.9 – 8.0 mm. Nepal . . . . . *nepalensis* **n. comb.**

– Rostrum and head densely rugosely punctate; pronotum distinctly wider than long, strongly constricted apically (fig. 8), more convex longitudinally; elytra wider and more convex longitudinally (fig. 15). Mesosternal side-pieces punctate. Length 8.1 mm. Nepal *Niphadonyx* sp.

2.3.1. *Niphadonyx nepalensis* (Voss 1970) **n. comb.** (figs. 7, 14, 27, 40, 44)

1970 *Aminyops nepalensis* Voss, Ergebn. Forschungsunternehmens Nepal Himalaya, 3: 455.

Material: Gorkha Distr., Chuling Khola, S Kalo Pokhari, 3600 m, *Betula* stand on moraine, 7. VIII. 1983, leg. Martens & Schawaller, 1 ♀ (SMNS). – Gorkha Distr., between Tabruk and Rupina La, 4100–4400 m, alpine meadows under stones, 9. VIII. 1983, leg. Martens & Schawaller, 1 ♂ (SMNS). – Gorkha Distr., between upper Darondi Khola and above Barpak, 3600–3450 m, *Abies-Rhododendron* mixed forest, 10. VIII. 1983, leg. Martens & Schawaller, 1 ♀ (ZIL).

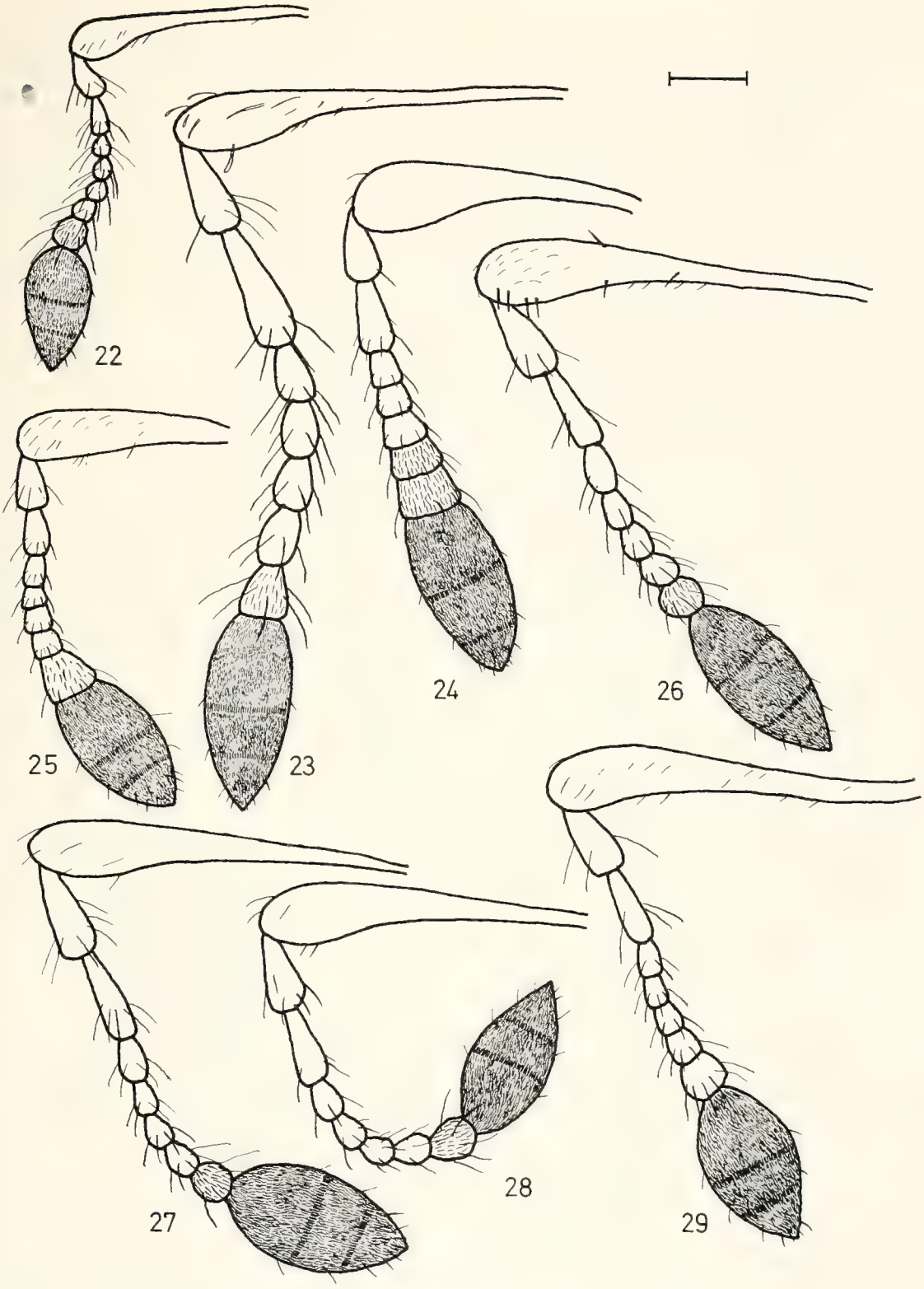
Described on a single specimen from Yaral near Pangpoche (Solukhumbu Distr. near Everest), about 4000 m. This species is known from the Nepal Himalayas only and seems to be rather variable in size, sculpture, and pubescence.

2.3.2. *Niphadonyx martensi* **n. sp.** (figs. 5, 6, 13, 18, 20, 26, 33, 39, 49, 50)

Holotype: Nepal, Gorkha Distr., between upper Darondi Khola and above Barpak, 3600–3450 m, *Abies-Rhododendron* mixed forest, 10. VIII. 1983, leg. Martens & Schawaller, ♂ (SMNS).

Paratypes: Nepal, Myagdi Distr., N Dhaulagiri, pass Jungla Banjyang, 4200–4500 m, 1. VI. 1973, leg. Martens, 1 ♀ (SMNS). – Myagdi Distr., W Dhaulagiri, between Pelma and pass Jungla Bajyang, 3000–4000 m, V. 1970, leg. Martens, 1 ♀ (ZIL).

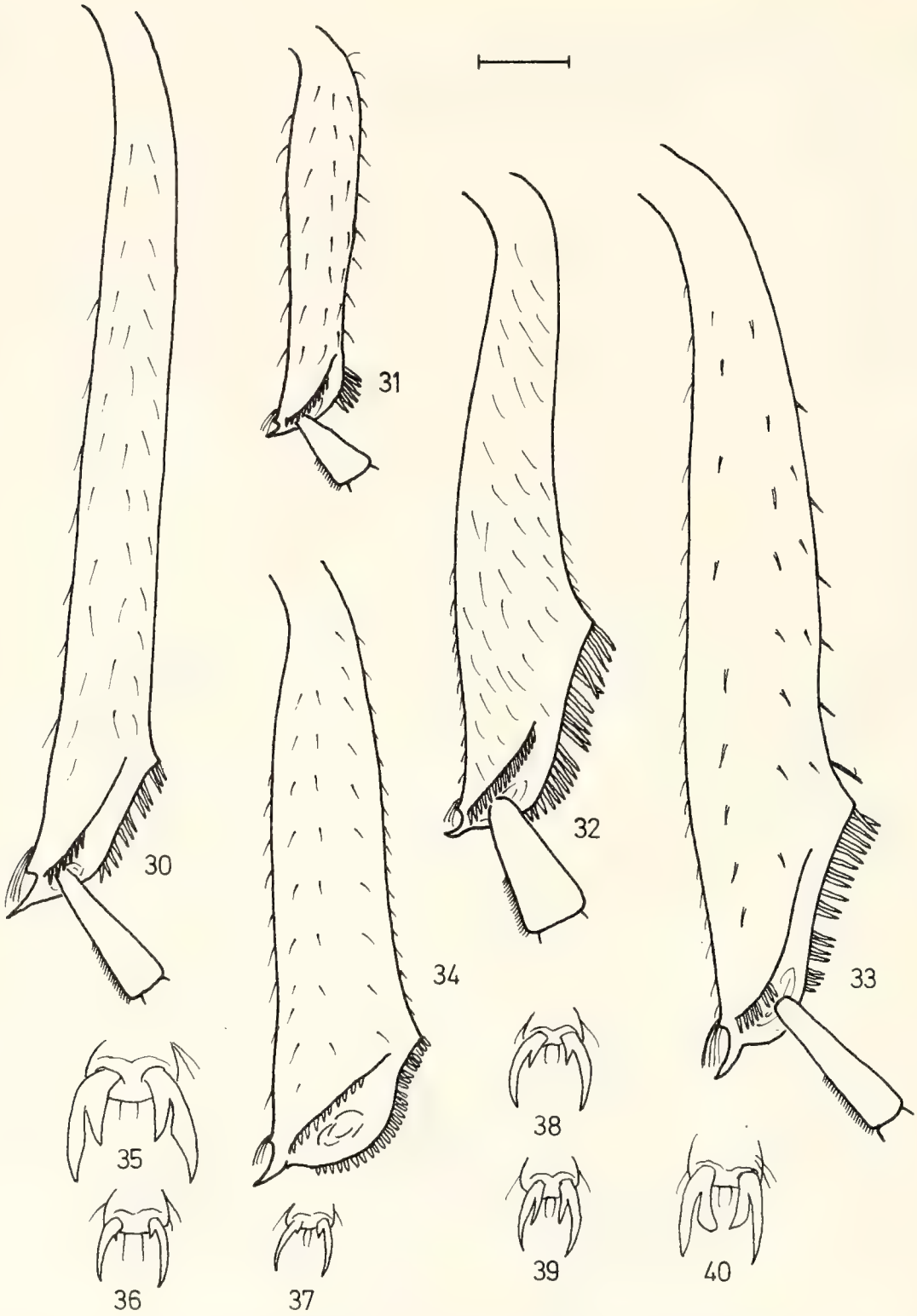
The species is named after Prof. Dr. J. Martens, the well-known explorer of the fauna of Nepal.



Figs. 22–29. Aminyopini, antennae. – 22. *Microniphades schawalleri* n. sp. ♀, – 23. *Niphades* sp. ♂, – 24. *Niphadonothus* sp. ♀, – 25. *Niphadonyx przewalskii* Faust ♂, – 26. *Niphadonyx martensi* n. sp. ♀, – 27. *Niphadonyx nepalensis* Voss ♀, – 28. *Niphadonyx ferus* Faust ♀, – 29. *Niphadonyx* sp. ♀. – Scale: 0.25 mm.

♂ ♀. Dark piceous-brown to partly blackish, slightly shiny (more so on underside), setae fulvous.

Rostrum a little shorter than pronotum (3.5 : 4.0) and twice as long as broad in both sexes, slightly and regularly curved; punctuation variable, more or less dense and coarse, dorsally less dense than laterally (especially in ♀), beyond antennal insertion fine and more sparse; between the antennae rostrum slightly impressed. Head slightly



Figs. 30–34. Aminyopini, hind tibiae. – 30. *Niphades* sp. ♂, – 31. *Microniphades schawalleri* n. sp. ♀, – 32. *Niphadonothus* sp. ♀, – 33. *Niphadonyx martensi* n. sp. ♀, – 34. *Niphadonyx przewalskii* Faust ♀.

Figs. 35–40. Claws of hind tarsi. – 35. *Niphades* sp., – 36. *Niphadonothus* sp., – 37. *Microniphades schawalleri* n. sp., – 38. *Niphadonyx przewalskii* Faust, – 39. *Niphadonyx martensi* n. sp., – 40. *Niphadonyx nepalensis* Voss. – Scale: 0.25 mm.

impressed between eyes, punctuation at forehead similar to that of base of rostrum, behind eyes the points become confluent forming a kind of concentric rugosity, sometimes very sharp, sometimes shallow. Head and rostrum almost bare except for both several long bristles at latter's apex and very sparse microscopic hairs at its lateral parts. Antennae with a long, strongly clavate scape bearing a few erect setae at thickened part. Funicle as long as scape, slender, its basal joints equal in length, long, 2nd a little more slender; 3rd und 4th joints slightly longer than broad; 7th joint of the same shape but more large; all funicular joints with long erect bristles, last joint also with recumbent setae. Club as long as last 5 joints of funicle together and about twice as long as broad, more elongate (especially in ♂) than usually in this genus, acuminate.

Pronotum as long as broad, widest in front of middle, strongly constricted before apex which is much narrower than base; sides in hind part nearly straight; points coarse and dense, more or less longitudinally rugose or almost simple; dorsum without smooth areas except for a weak and short median carina which may disappear; very short erect setae sparse and inconspicuous. Scutellum bare.

Elytra obovate, 1.3 (♀) – 1.5 (♂) times as long as broad, widest far behind middle, nearly straight on sides anteriorly, broadly rounded behind, gently convexly sloping toward apex; points in rows round, shallow but clearly detectable, alternating with small granules bearing a minute recumbent seta each (sometimes scale-like). Intervals with large, rounded, shiny tubercles each bearing a short acute oblique seta, between them more or less minutely granulate (sometimes indistinctly) and with sparse recumbent small setae. These setae similar to those in the punctate rows and often also scale-like, shorter than the setae on the tubercules, sometimes a little condensed here and there at apical third. Tubercules not confluent, on even intervals more distantly spaced, over lateral area nearly obliterated.

Mesosternal side-pieces smooth, impunctate; metepisternum with a row of large points; metasternum with dense and coarse setiferous points. Two first ventrites with similar but less dense points, in male sex shallowly impressed in middle; two next ventrites impunctate, with very few recumbent setae; last ventrite broadly rounded, flat, coarsely and irregularly punctate.

Femora moderately clavate, partly coarsely and more or less rugosely punctate, partly nearly smooth, with sparse oblique setae; armed below with a small tooth which is sometimes distinct on hind femora only. Tibiae moderately dilated and flattened, coarsely punctate, slightly longitudinally rugose, with sparse oblique setae. 1st tarsal joint much longer than 2nd which is as long as broad. Claws each with a large tooth which is more than a half as long as claw proper.

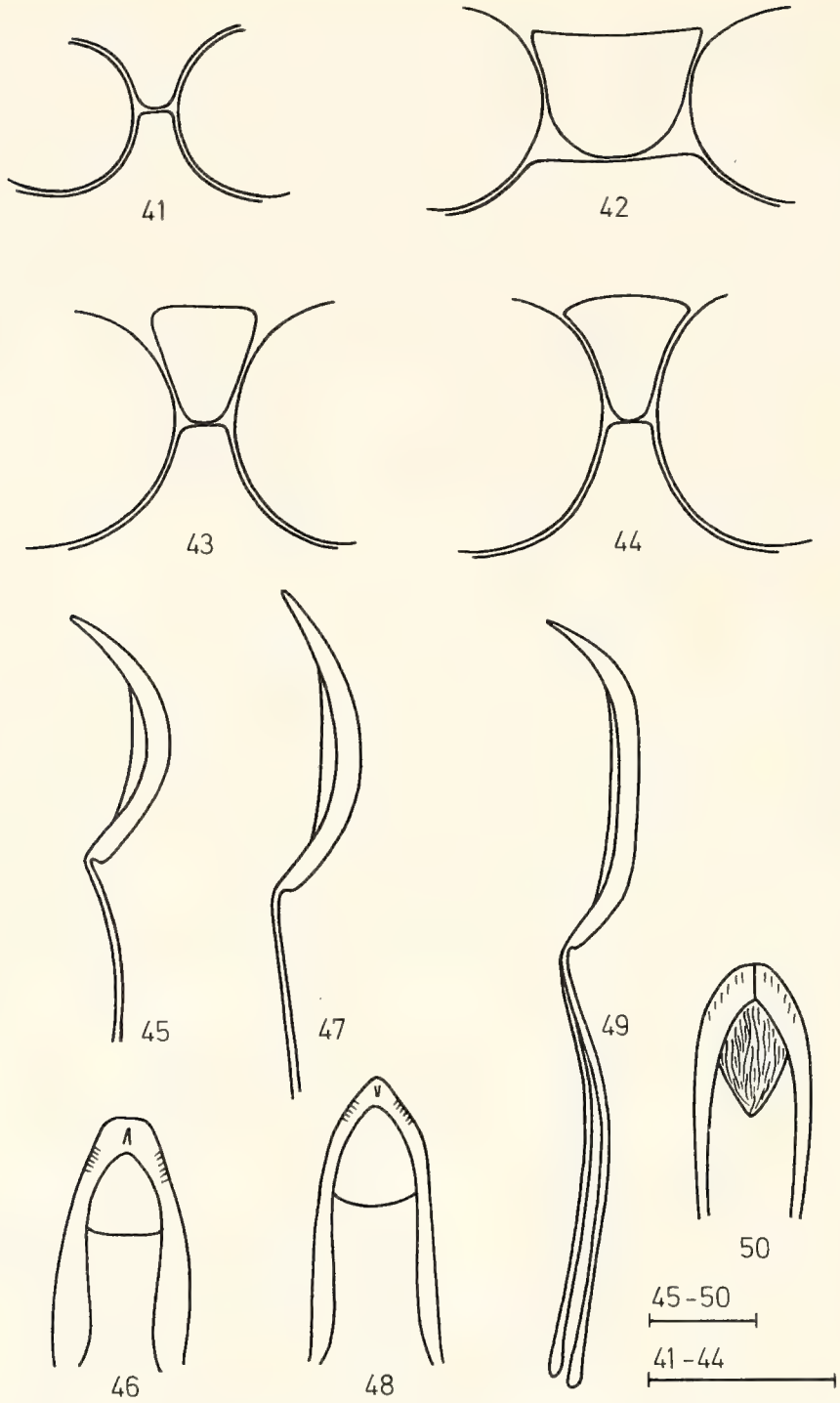
Aedeagus flatly curved, nearly parallel-sided, truncately rounded at apex.

Length (without rostrum) 8.2 – 8.7 mm.

This species seems considerably variable in sculpture, vestiture and colour.

This species is the closest to *ferus* Faust 1887[3)] which also has a concentric rugosity on the head, no smooth patches on the pronotum and coarsely granulate-tuberculate elytra; but *martensi* n. sp. is clearly distinct in having the evidently visible points in the elytral rows (not detectable between the small granules in *ferus*), strongly obovate shape of the elytra (nearly elliptical in *ferus*), and nearly parallel-sided aedeagus truncately rounded at the apex (in *ferus* distinctly narrowing toward the acuminately rounded apex).

[3)] I have examined a pair of this species from Kashmir determined by B. A. Korotyaev (ZIL).



Figs. 41–44. Aminyopini, meso- and metasternal processes. – 41. *Microniphades schawalleri* n. sp., – 42. *Niphadonothus* sp., – 43. *Niphadonyx przewalskii* Faust, – 44. *Niphadonyx nepalensis* Voss.

Figs. 45–50. Aminyopini, aedeagus. – 45, 46. *Niphadonyx przewalskii* Faust, – 47, 48. *Niphadonyx ferus* Faust, – 49, 50. *Niphadonyx martensi* n. sp. – Scale: 0.5 mm.

2.3.3. *Niphadonyx* sp. (figs. 8, 15, 29)

Material: Taplejung Distr., S Gunsa, 4300 m, alpine meadows with dwarf shrubs, 10. IX. 1983, leg. MARTENS & DAAMS, 1 ♀ (SMNS).

The single damaged female is similar to *martensi* n. sp. in the densely concentric, rugosely punctate head, and to *nepalensis* in the elytral sculpture, but is distinct from both by the wider transverse pronotum, more convex elytra, and punctate mesosternal side-pieces. It probably represents an undescribed species. It is also possible that this species was described from the Himalayas as *ferus* var. *laevior* Hustache 1928, but the latter taxon may as well be identical with *nepalensis* or represents one more species of the same group; a revision of type materials is necessary to solve this question definitely.

3. *Niphadomimus*-group

Two more species of Molytinae with a prosternal excavation are represented each by a single specimen. In spite of their rather different appearence, both species seem to represent the same new genus. This genus cannot be included into the Aminyopini because of its simple tarsal claws. Other Asiatic genera with excavated prosternum and simple claws have the rostrum separated from the head by a deep transverse furrow which is not the case of the above new genus. The latter is also different in many respects (and first of all by the contiguous front coxae) from the Afrotropical Lithinini s. str. and Thrombosternina which similarly have the prosternum excavated. I believe this genus may turn out to represent a distinct line more or less parallel to the Aminyopini and, like the latter tribe, connected with the Hylobiini rather than with the true Lithinini.

The diagnosis of this group coincides with that of its unique genus.

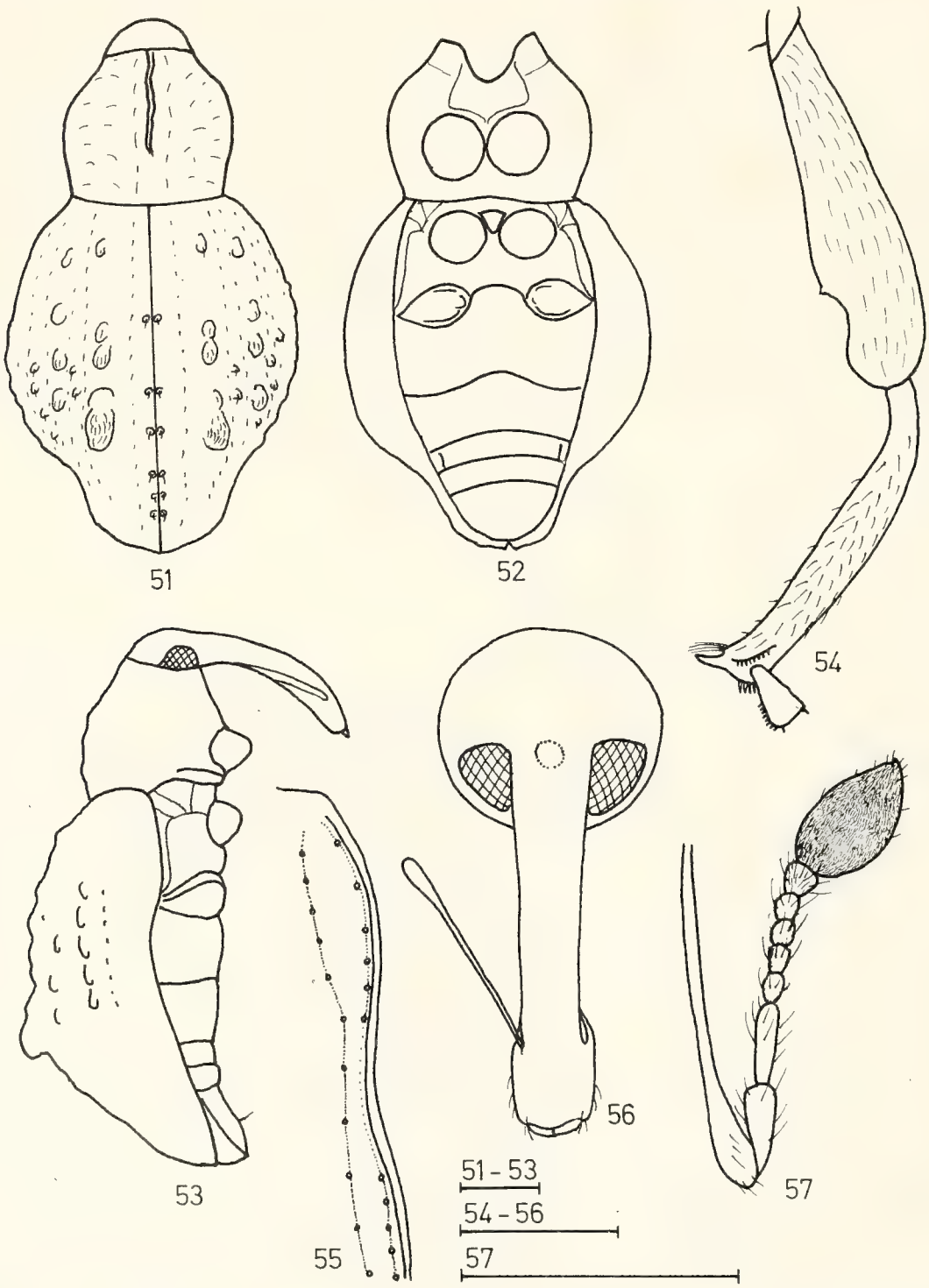
3.1. *Niphadomimus* n. gen.

Type species: *Niphadomimus nigriventris* n. sp.

Description: Wingless Molytinae with rostrum about as long as pronotum, slender, gently curved, widening on apical part, not separated from head by a furrow. Scrobes partly lateral, anteriorly shortly visible from above, posteriorly passing into underside of rostrum but not united there. Head with dense punctuation, not highly polished; eyes large, lateroventral in position, acuminated below, quite flat; frons between them about as broad as base of rostrum. Antennae subapical, with a long slender straight scape reaching to anterior margin of eye; the funicle 7-jointed, nearly as long as scape, with two first joints much longer than others; club ovate, acuminate, about a half as long as funicle and distinctly separated from the latter; its 1st joint about as long as the others together, only 1st suture on club is distinct. Pronotum longitudinally convex, highest before base, strongly sloping anteriorly, widest a little in front of middle; its base much wider than apex; postocular lobes well-developed. Scutellum very small, indistinct. Elytra strongly convex longitudinally as well as transversally, without shoulders, at the very base as wide as base of pronotum, then strongly and regularly dilated, rounded on sides, widest near middle; base subtruncate; subapical tubercle absent; striae scarcely traceable between irregular sculpture except for strongly sloping inwards lateral sides; side margin sinuate immediately behind hind coxa. Front coxae large, contiguous; mid-coxae narrowly, hind coxae widely separated. Legs slender, with slightly clavate femora; hind femora reach to base of last ventrite. Trochanteral seta present. Tibiae straight, with irregular rows of setae; apical setose fringe oblique;

uncus well-developed. Tarsi with a distinctly bilobate 3rd joint; claws small and simple. Prosternum distinctly excavated before the coxae and excised anteriorly; the excavation bordered laterally by a longitudinal ridge and is widening behind. Intercoxal process of 1st ventrite broad and subtruncate; 1st abdominal intersegmental suture strongly arched, medially weak but visible. 2nd ventrite shorter than 1st, as long as two following together. 3rd ventrite with a peculiar longitudinal impressed line near its lateral border. Last ventrite slightly depressed medially, with two long erect bristles places subapically.

The genus includes two species from Nepal, both described below.



Figs. 51–57. *Niphadomimus nigriventris* n. sp. ♀. – 51. dorsal view, – 52. ventral view, – 53. side view, – 54. front leg, – 55. marginal elytral stria, – 56. head, – 57. antenna. – Scale: 0.75 mm.

3.1.1. *Niphadomimus nigriventris* **n. sp.** (figs. 51–57)

Holotype: Nepal, Terhathum Distr., Tinjura Dara, 2450–2850 m, Berlese, mixed broad leaved forest, 17. IX. 1983, leg. Martens & Daams, ♀ (SMNS).

The holotype is somewhat abnormal, with the right elytron shortened and the right hind leg deformed probably by a mechanical action during the pupal stage.

♀. Dull brick-red, a little shiny on head, rostrum and underside; elytral tubercules and last three ventrites black; setae sparse, yellow.

Rostrum as long as pronotum, densely and longitudinally rugosely punctate nearly throughout (except the very apex), especially laterally, bare, with only a few long bristles at apex. Head very densely, regularly and rather finely punctate, shallowly impressed between eyes; interspaces between points not elevated, even, distinctly narrower than the points, finely aciculate; pubescence absent. Antennae inserted at 1/5th of rostral length from its apex; scape very slender, strongly clavate distally, where it carries a few nearly recumbent setae; funicle with two basal joints long, nearly equal, 1st slightly thicker than 2nd; 3rd joint slightly longer than wide; the following joints gradually widening distally, as long as broad, subglobular, last joint slightly transverse; all funicular joints with long bristles; club less than twice as long as broad.

Pronotum as long as broad, anteriorly with a lateral constriction, coarsely and very densely irregularly punctate, some points bearing a rather long recumbent seta each; interspaces between the points narrow and strongly uneven, partly more or less meshlike and elevated; median line traced as a narrow wrinkle and shortened far before base.

Elytra strongly narrowing before apex, moderately convex, with dense irregular sculpture combining granules (mostly setiferous) with transversal rugosity, dorsally each with five longitudinal rows of tubercles (mostly black) arranged as follows: 1st row with a small tubercle behind base, two larger contiguous near middle and two largest, also contiguous, behind middle; 2nd row with small tubercles only, placed between middle and hind groups of tubercles of 1st row; 3rd row with a small postbasal tubercle and four widely separated larger ones in middle third of elytron; 4th row, like 2nd one, with two small tubercles of similar positions; 5th with five nearly contiguous tuberles on middle part; the tubercles with rather dense, recumbent, golden setae. Additionally, small setiferous granules forming a regular row along suture; on the remaining part of dorsum, setae placed more or less linearly but there are no distinct rows of granules. The sloping lateral portion of elytra beginning immediately from 5th row of the tubercles; intervals here rather with more regular rows of small setiferous granules. Similar rows are on narrowed apical part of elytra. Tubercles of elytra are somewhat asymmetrical in the single specimen available (see above); left elytron is taken for the norm and described here.

Meso- and metasternum coarsely and densely punctate, points setiferous. Two basal ventrites convex, 1st sloping forward and distinctly impressed along anterior margin of intercoxal process; punctuation is similar to that of metasternum. 3rd and 4th ventrites indistinctly punctate, with a fine pubescence; last ventrite rather finely and densely punctate, especially at apex, distinctly and broadly impressed, with a fine pubescence.

Femora with a small denticle, coarsely and very densely but not rugosely punctate, points setiferous; tibiae as long as the femora, coarsely and densely longitudinally rugosely punctate. 1st tarsal joint narrow and elongate, especially on hind legs; 2nd joint about as long as broad, 3rd joint more wide, last joint long and distinctly clavate.

Length (without rostrum) 5.0 mm.

3.1.2. *Niphadomimus niger* **n. sp.** (figs. 58–63)

Holotype: Nepal, Ramechap Distr., between Jiri and Shivalaya, 2500–1800 m, 9. IV. 1973 leg. Martens, ♂ (SMNS).

♂. Dull black, rostrum and abdomen more shiny; all coxae and tibiae piceous, antennae and tarsi reddish-yellow; setae sparse, brownish.

Rostum as long as pronotum, finely and rather densely punctate throughout, bare, with only a few long bristles at apex; points slightly longitudinally rugose dorsally and very distinctly so laterally. Head very densely, though not very coarsely, punctate, shallowly impressed between eyes; interspaces between points very narrow, finely aciculate as well as the points proper; pubescence absent. Antennae inserted at about 1/5th of rostral length from apex; scape strongly clavate distally and is there with a few nearly recumbent setae; funicle with two basal joints long, nearly equal in length, 1st distinctly thicker than 2nd; 3rd joint slightly longer than wide; the following joints gradually widening distally, as long as broad, subglobular; all funicular joints with long bristles; club about twice as long as broad.

Pronotum very slightly transverse, anteriorly only indistinctly constricted laterally, on sides less rounded than in *nigriventris* n. sp., coarsely and very densely punctate, bare; interspaces between points very narrow and, as well as the points themselves, finely aciculate, neither mesh-like nor elevated; no median line.

Elytra nearly globular, strongly convex, very densely and irregularly granulate, not tuberculate; granules of two types: first much more dense, small, bare and quite irregular; second somewhat larger, setiferous, forming indistinct longitudinal rows.

Meso- and metasternum coarsely and very densely punctate, finely aciculate between points, with very inconspicuous, isolated, recumbent setae. The two basal ventrites flat, similar in sculpture and pubescence to metasternum; 3rd and 4th ventrites much less aciculate and indistinctly punctate, more shiny; last ventrite densely but very shallowly punctate, broadly impressed.

Femora unarmed, coarsely and very densely but not rugosely punctate, points setiferous; tibiae as long as femora, coarsely and densely longitudinally rugosely punctate. 1st tarsal joint narrow and elongate, especially on hind legs, 2nd joint about as long as broad, 3rd joint more wide, last joint long and distinctly clavate.

Length (without rostrum) 3.9 mm.

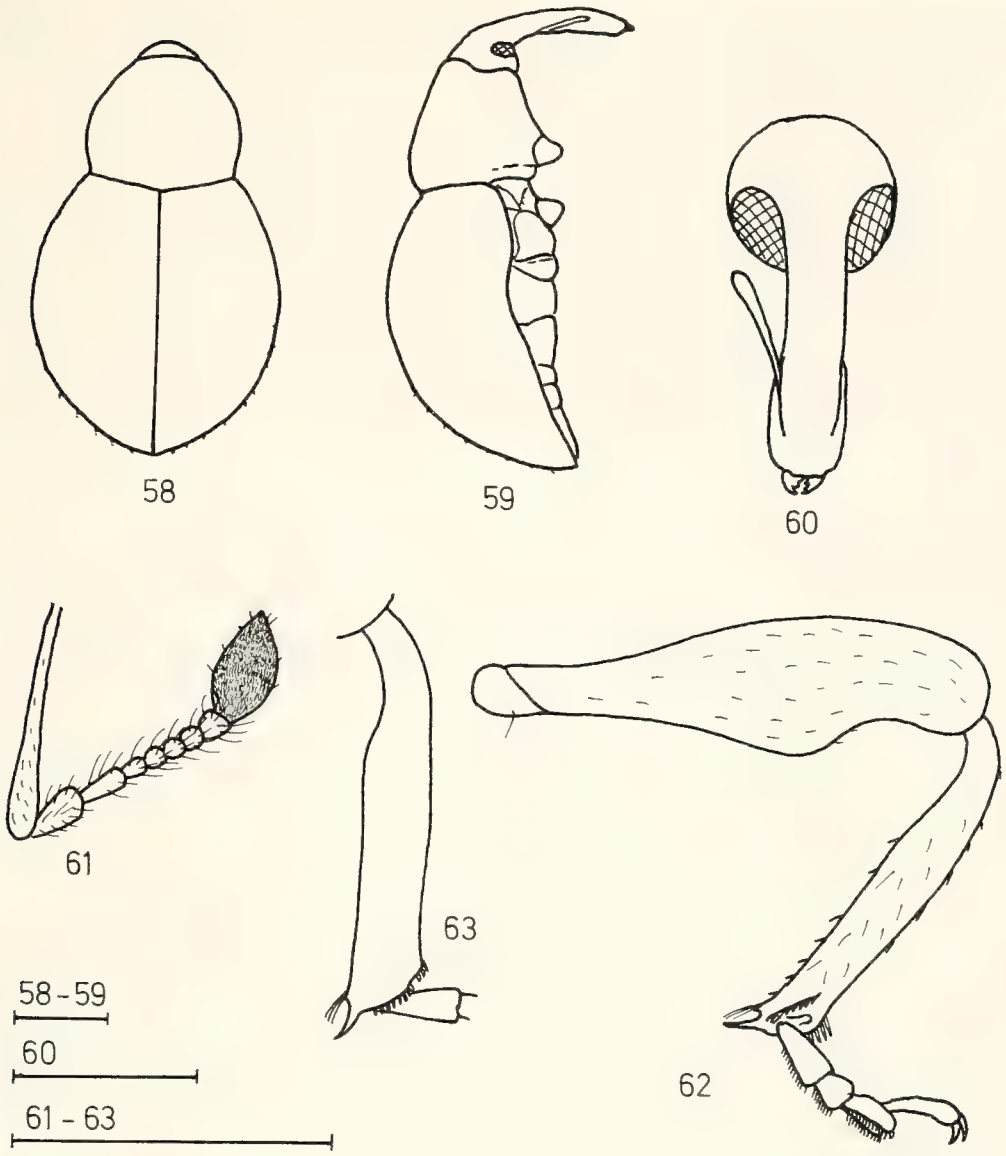
Distinct from *nigriventris* n. sp. by the black general colour, subglobular, not tuberculate elytra not narrowing before the apex, quite different sculpture of both pronotum and elytra, and by the smaller size.

4. Tribe Anchonini

This group is easily recognized by the nearly impunctate, polished, shiny, bare head which is separated from the coarsely sculptured rostrum by a distinct transverse depression or furrow. The tribe is predominantly Neotropical, and only a few genera are known from Asia. Though up to now it was not recorded from the Himalayan subregion, three genera with five species are represented in the collection at hand, and it seems that in fact the Anchonini must be rather diverse there.

Key to the genera of Anchonini

The three genera of Anchonini recorded below are closely related to each other and *Stenanchonus* Voss 1937, which is known to me only from the original description,



Figs. 58–63. *Niphadomimus niger* n. sp. ♂. – 58. dorsal view, – 59. side view, – 60. head, – 61. antenna, – 62. front leg, – 63. hind tibia. – Scale: 0.75 mm.

should also belong here. All of them have the eyes normal, not reduced, lateral, quite flat, the scrobes not united beneath the base of the rostrum, the antennal club entirely tomentose, the elytra without shoulders, sculptured, the metasternum moderately shortened, the 2nd ventrite not shorter than the two following together, the tarsi with the 3rd joint not or weakly bilobed.

1 Body very narrow, almost linear, elytra of the same width as pronotum, similarly to latter with a coarse, rugosely tuberculate sculpture, not punctate; pygidium visible. Scrobes visible from above anteriorly; antennal funicle 7-jointed; front and mid-femora with a tooth below; tarsi spongy below. Large species: body length 11 mm. China (Szechwan) . ***Stenanchonus***

– Body not linear, elytra evidently wider than pronotum, both distinctly punctate; pygidium covered with elytra; body length less than 6 mm **2**

2 Funicle 6-jointed; joint 1 of club very long, occupies 2/3rds of its entire length, club widest at apical third; pleural pieces of both meso- and metasternum indistinguishable; legs setose, without scales; femora unarmed; tibial uncus forming an acute angle with the longitudinal axis of tibia; body flattened dorsoventrally. Rostrum long and slender, more than five times as long as broad, scarcely dilated apically; scrobes invisible from above even anteriorly; elytra without shortened marginal punctate row; tarsi not spongy below, with sparse long hairs only. Nepal . . . . . ***Himalanchonus* n. gen.**

– Funicle 7-jointed, joint 1 of club normal, occupies about half of its entire length, club widest near middle; pleural pieces of both meso- and metasternum more or less distinct; legs squamose, without erect setae; femora with a distinct tooth; tibial uncus directed interiorly, forming nearly the right angle with the longitudinal axis of tibia; body more or less cylindrical, not flattened 3

3 Rostrum stout, 2.5 times as long as broad, strongly dilated distally, gently and rather regularly curved; scrobes well visible from above anteriorly; elytra with a shortened marginal row of points reaching to hind coxa; tarsi partly spongy below. Nepal, Japan . . ***Leptanchonus***

– Rostrum slender, about four times as long as broad, slightly dilated distally, strongly hook-like curved near base and then almost straight; scrobes only very shortly visible from above; elytra without shortened marginal punctate row; tarsi not spongy below, with sparse setae only. Nepal . . . . . ***Nepalonchonus* n. gen.**

4.1. *Leptanchonus* Morimoto 1982

This genus was recently established by Morimoto (1982) for *minatoi* Morimoto 1982 from Japan. Two new species described below are represented each by a single specimen; this is the first discovery of the genus in continental Asia. Both Himalayan species have a strongly ascending setose fringe of the front tibiae which is transverse in *minatoi*; but in other respects they agree fairly well with the generic diagnosis.

4.1.1. *Leptanchonus major* **n. sp.** (figs. 64–67)

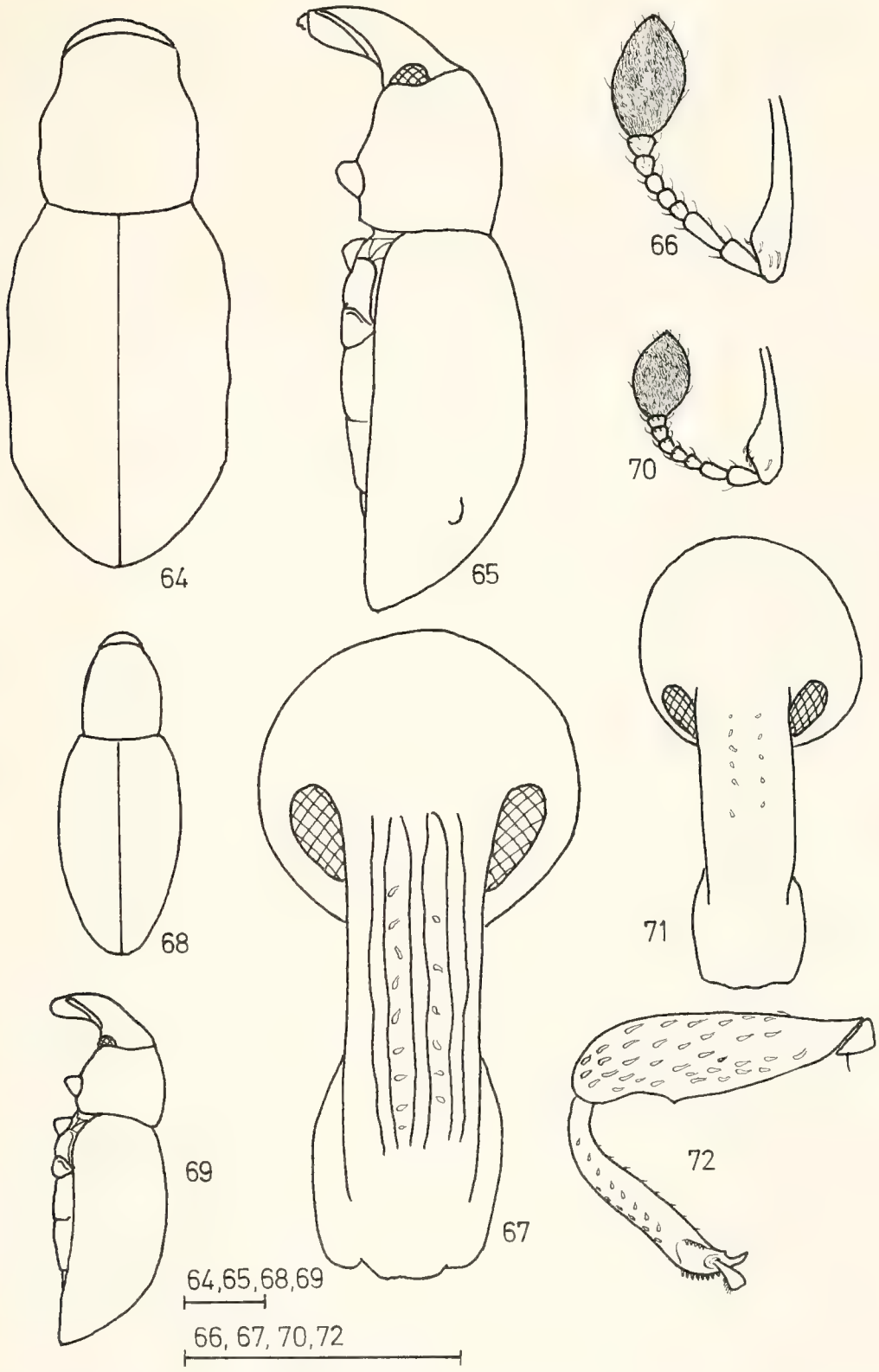
Holotype: Nepal, Ilam Distr., Gitang Khola valley, 2500 m, *Lithocarpus* forest, 28.–31. III. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♀ (SMNS) (The hind legs are missing).

♀. Dull black, head, rostrum and three last ventrites piceous; legs piceous-brown, tarsi as well as antennae reddish-yellow; partly covered with a dirty crust; scales dirty yellowish.

Rostrum slightly shorter than pronotum, 2.5 times as long as its maximal width, gently and regularly curved, dorsally with three somewhat irregular, longitudinal, elevated wrinkles, between them as well as laterally punctately striate, each point with a small recumbent scale; dilated apical part nearly parallel-sided, finely and dispersely punctate, bare, shiny. Head glabrous, indistinctly punctate, Antennal scape straight, strongly clavate and with a few scales at apex; funicle slightly longer than scape, its two basal joints long, equal in length, 1st slightly thicker than 2nd; joints 3–5 equal, subglobular; two last joints subtransverse; club as long as three first funicular joints together and about twice as long as broad.

Pronotum slightly convex, very slightly longer than wide, nearly parallel-sided on basal half, shortly narrowing at base, anteriorly narrowed, constricted laterally before apex; points dense and coarse, not confluent, each bearing a scale; interspaces between them indistinctly aciculate, uneven; no distinct median line though the points along it are placed rather linearly.

Elytra almost 1.5 times as long as broad, at the very base as wide as base of pronotum, then shortly widening and after that nearly parallel-sided, rounded behind, slightly convex, gently sloping behind, with rows of large foveolate points; intervals narrow, about as broad as the points, with small recumbent scales placed linearly; intervals 3 and 5 strongly elevated at base, slightly tuberculate at apical half, subapical tubercle on 5th interval larger than others, obtuse; apical half of elytra with a small group of dense scales, especially dense on tubercles.



Figs. 64–67. *Leptanchonus major* n. sp. ♀. – 64. dorsal view, – 65. side view, – 66. antenna, – 67. head.

Figs. 68–72. *Leptanchonus minor* n. sp. ♀. – 68. dorsal view, – 69. side view, – 70. antenna, – 71. head, – 72. front leg. – Scale: 0.75 mm.

Metasternum and abdomen coarsely and not densely punctate, 3rd an 4th ventrites with indistinct points, nearly impunctate.

Femora with a small tooth, coarsely and densely punctate, points each with a recumbent scale, not distinctly rugose. Tibiae coarsely and longitudinally rugosely punctate, with recumbent scales in the points and a row of short, thick, acuminate setae at interior margin. Tarsi short, sparsely setose.

Length (without rostrum) 5.3 mm.

Distinct from *minatoi* Morimoto 1982 by the black general colour, not so large points of the pronotum, the intervals 3 and 5 strongly elevated anteriorly and tuberculated posteriorly.

4.1.2. *Leptanchonus minor* **n. sp.** (figs. 68–72)

Holotype: Nepal, Ilam Distr., Gitang Khola valley, 2550 m, *Lithocarpus* forest, 28.–31. III. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♀ (SMNS).

♀. Reddish-brown, mat, head and rostrum shiny and a little paler than the rest of body, partly covered with a dirty crust; scales pale.

Rostrum as long as pronotum, about 2.7 times as long as broad, gently and regularly curved, dorsally without any carinae or wrinkles, with large, very shallow points and four longitudinal rows of indistinct, small, broad, recumbent, isolated scales on basal part, very finely and sparsely punctate on dilated apical part which is as long as broad and nearly parallel-sided; lateral sides with rows of large, shallow, scale-bearing points. Front between eyes with a transverse row of large, shallow, elongate points; head bare. Antennae with scape straight, strongly clavate and with a few long narrow scales at apex; funicle slightly longer than scape, its two basal joints about twice as long as broad, much less elongate than in *major* n. sp.; joints 3–5 globular, 6–7 transverse; club broad, less than 1.5 times as long as wide.

Pronotum slightly convex, longer than wide, with slightly rounded subparallel lateral sides, anteriorly narrowed, constricted laterally before apex, dorsally with very large points arranged irregularly and rather distantly, but becoming much more dense laterally and smaller anteriorly; median line not traceable.

Elytra 1.8 times as long as broad, widest before middle, slightly and nearly regularly rounded on lateral sides, slightly convex, gently sloping behind; rows of large elongate points somewhat impressed; intervals narrow, not wider than the points, slightly convex, a little sinuate, smooth, with small and indistinct, broad, recumbent scales placed linearly; the uneven intervals behind with much more apparent and more dense, long, erect, clavate scales; intervals 3 and 5 barely more elevated anteriorly than the others, not tuberculate posteriorly.

Metasternum coarsely and densely punctate. The first ventrites slightly convex, with large, round, shallow, sparse points the distance between which clearly exceeds the diameter of a point; ventrites 3 and 4 impunctate, last ventrite flat, broadly rounded apically, densely and shallowly irregularly punctate; points are smaller than on 1st ventrites and partly confluent.

Femora with a small tooth below, coarsely and densely punctate, points each with a recumbent scale, indistinctly rugose. Tibiae longitudinally rugosely punctate, with similar scales, along interior margin with a row of short, thick, acuminate setae. Tarsi short, sparsely setose dorsally.

Length (without rostrum) 3.2 mm.

Easily distinguished from *minatoi* and *major* n. sp. by its smaller size and the absence of any longitudinal carinae on the rostrum.

4.2. *Himalanchonus* n. gen.

Type species: *Himalanchonus thoracicus* n. sp.

Description. A wingless genus of Anchonini with the body a little flattened, bearing sparse thick setae, not tomentose; superficially resembling a member of Erirhininae. Rostrum long and slender, not shorter than pronotum, more than five times as long as broad, hardly dilated apically, in lateral view evidently narrowing anteriorly, gently and rather regularly curved, distinctly separated from head, dorsally with longitudinal rows of dense points disappearing anteriorly. Scrobes lateral, even anteriorly not visible from above, oblique, directed beneath base of rostrum and narrowly separated there. Head glabrous, shiny, impunctate; eyes quite flat, narrowly elliptical, transverse, placed laterally; frons between them slightly more narrow than rostrum at base. Antennae subapical, with a curved clavate scape not reaching to eye; funicle shorter than scape, with six joints, first two of them longer than the others; club distinctly separated from funicle, with very long conical 1st joint which occupies 2/3rds of its entire length, then tomentose, widest on apical third. Pronotum almost flat longitudinally as well as transversally, subtruncate basally, triangularly excised at anterior margin, not covering head, rounded on lateral sides, widest before middle, strongly narrowed to both ends; postocular lobes broad, not very strong. Scutellum absent. Elytra ovate, widest before middle, almost flat longitudinally as well as transversally, without shoulders, with punctate rows and narrow intervals; shortened marginal row of points absent; no subapical tubercles. The prosternum deeply excised anteriorly, not excavated. Mesosternum nearly flat, its intercoxal process narrow, almost horizontal, only slightly sloping forward; sutures between mesopleurae indistinguishable. Mesosternum not very short, longer than mid-coxae; metepisternal suture absent. Two basal ventrites in male jointly impressed; suture between them indistinct even on sides and is entirely obliterated medially; 2nd ventrite slightly longer than the two following together. 3rd and 4th ventrites each with a transverse row of distinct points. Last ventrite with two long apical setae. Front coxae contiguous, mid-coxae very narrowly, hind coxae widely separated. Legs with long erect setae throughout, even pubescence of tarsal soles formed by long hairs. Femora nearly reaching to end of abdomen. Tibiae rather short, distinctly shorter than the corresponding femora, with very strongly ascending, oblique setose fringe at apex; uncus long, directed at an acute angle to the longitudinal axis of tibia. Tarsi narrow, tarsal joint 3 widened but not bilobate, only slightly excised apically; claws simple, long and slender.

4.2.1. *Himalanchonus thoracicus* n. sp. (figs. 78–82, 87, 89, 90)

Holotype: Nepal, Parbat Distr., between Chitre and Ghandrung, Chitre side of the pass, 2950–3050 m, *Abies-Rhododendron* forest, 5. V. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♂ (SMNS).

♂. Dull fuscous, head and apex of rostrum more reddish, antennae and tarsi reddish-yellow; setae pale.

Rostrum slightly longer than pronotum, somewhat compressed laterally, in basal 2/3rds with longitudinal rows of dense coarse points and with elevated longitudinal lines between them, in apical third much more finely but rather densely punctate, bet-

ween the points smooth and shiny. Head very slightly aciculate, shiny. Antennae with scape slightly curved, funicle widened toward apex, its first two joints long, 1st slightly thicker than 2nd, joints 3–5 as long as broad, last joint subtransverse; club as long as the first three funicular joints together and almost twice as long as broad.

Pronotum longer than broad, slightly constricted laterally before apex, with a narrow median carina a little shortened behind, slightly depressed along it, coarsely and densely punctate, points not confluent, each bearing a thick recumbent seta.

Elytra 1.7 times as long as broad, narrowly ovate; points large, shallow, each bearing a short recumbent seta; punctate rows indistinctly impressed; intervals slightly convex, narrow, with sparse, suberect, thick setae about twice as long as those in the points; intervals 3 and 7 at base a little more raised than the others and there slightly serrate.

Underside coarsely and very densely punctate, the points setiferous, not confluent, setae short, thick, recumbent.

Femora clavate, flattened laterally, densely and coarsely but not rugosely punctate, with long fine erect setae. Tibiae longitudinally rugosely punctate, with long erect setae; front tibiae slightly curved, the others nearly straight. Tarsi narrow, their joint 1 longer than broad, 2nd about as long as broad, 3rd slightly widened; last joint slender, about as long as the first two together.

Length (without rostrum) 4.1 mm.

4.2.2. *Himalanchonus erirrhinoides* **n. sp.** (figs. 83, 84, 88, 89)

Holotype: Nepal, Mustang Distr., S Lethe, 2450–2600 m, broad leaved forest, 30. IV.–1. V. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♂ (SMNS).

♂. Very close to the previous species, distinct from it in the following:

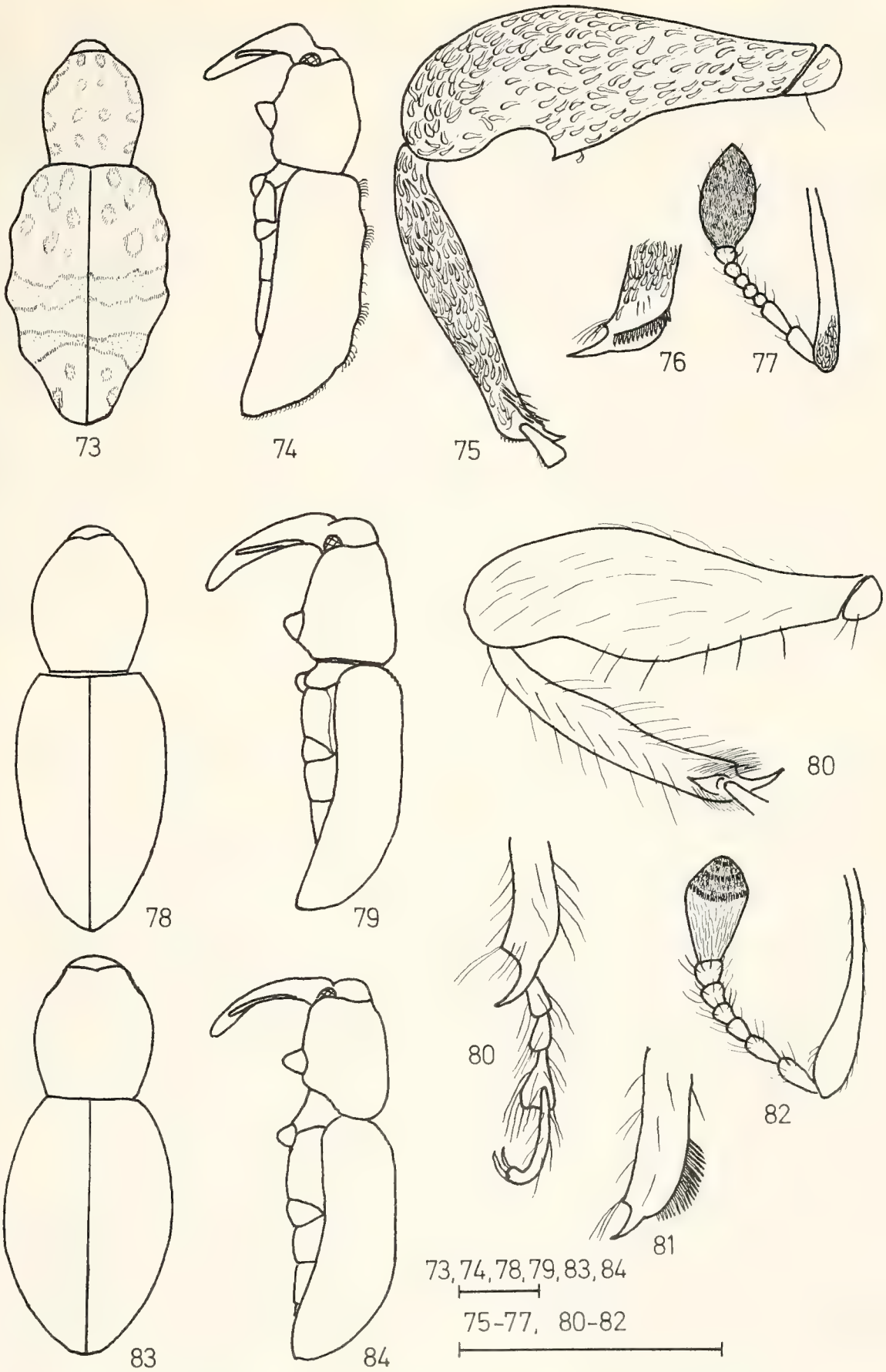
Rostrum slightly more cylindrical, not compressed laterally, each point in rostral basal 2/3rds bearing a fine recumbent seta. Head more aciculate, less shiny. Pronotum not depressed along median line, points partly confluent, setae longer. Elytra wider, 1.5 times as long as broad, with more impressed punctate rows and more elevated intervals, setae denser, in the points recumbent but of the same length as in the intervals where they are suberect. Intervals 3 and 7 distinctly, interval 5 barely more elevated anteriorly than the others, slightly serrate. Underside also with longer setae. In general setae not entirely fit into corresponding points as in *thoracicus* n. sp., but projecting far beyond them. Aedeagus of the same shape as in *thoracicus* n. sp.

Length (without rostrum) 4.0 mm.

4.3. *Nepalanchonus* **n. gen.**

Type species: *Nepalanchonus aurosquamosus* n. sp.

Description. A wingless genus of Anchonini with rather cylindrical elongate body tuberculate dorsally and partly covered with dense scaling. Rostrum long and slender, not shorter than pronotum, about four times as long as broad, slightly narrowing anteriorly, strongly hook-like curved in basal part, distinctly separated from head, dorsally with longitudinal carinae. Scrobes lateral, anteriorly very slightly visible from above, oblique, directed beneath base of rostrum and narrowly separated there. Head behind eyes glabrous, shiny; eyes quite flat, transverse, lateral; frons between them slightly more narrow than base of rostrum. Antennae subapical, with a straight clavate scape squamose apically and not reaching to eye; funicle longer than scape, with seven joints,



Figs. 73–77. *Nepalanchonus aurosquamosus* n. sp. ♂. – 73. dorsal view, – 74. side view, – 75. front leg, – 76. apex of front tibia, – 77. antenna.

Figs. 78–82. *Himalanchonus thoracicus* n. sp. ♂. – 78. dorsal view, – 79. side view, – 80. front leg, – 81. apex of hind tibia, – 82. antenna.

Figs. 83–84. *Himalanchonus erirrhinoides* n. sp. ♂. – 83. dorsal view, – 84. side view. – Scale: 0.75 mm.

two basal joints much longer than the others; club entirely tomentose, distinctly separated from funicle, oval, its 1st joint occupies about a half of its entire length. Pronotum convex longitudinally, subtruncate at base, subsinuate at anterior margin, not entirely covering head from above, rounded on lateral sides, widest before middle, strongly narrowed to both ends; postocular lobes strongly developed. Scutellum indistinct. Elytra ovate, widest before middle, tuberculate dorsally, without shoulders, with punctate rows and rather broad flat intervals; shortened marginal row of points absent. Prosternum deeply excised anteriorly, not excavated. Mesosternum with intercoxal process nearly vertically sloping forward, sutures between its side-pieces detectable though somewhat obscure. Metasternum short, as long as mid-coxae; metepisternal suture weak but visible, especially anteriorly. Two basal ventrites in male jointly impressed; suture between them weak laterally and indistinguishable medially; 2nd ventrite longer than two following together. 3rd and 4th ventrites each with a transverse row of indistinct shallow points. Last ventrite with two long apical setae. Front coxae contiguous, mid-coxae very narrowly, hind coxae widely separated. Legs squamose, except for tarsi which are setose. Femora clavate, with a small tooth below, hind femora projected a little beyond base of last ventrite. Tibiae distinctly shorter than femora, with a slightly oblique apical setose fringe: uncus directed interiorly. Tarsi rather short, with sole strongly reduced; 3rd tarsal joint widened but not bilobate, only slightly excised apically; last joint long; claws simple, long and slender.

4.3.1. *Nepalanchonus aurosquamosus* **n. sp.** (figs. 73–77, 86)

Holotype: Nepal, Ilam Distr., Mai Pokhari, 2100–2200 m, mixed forest, 25.–27. III. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♂ (SMNS).

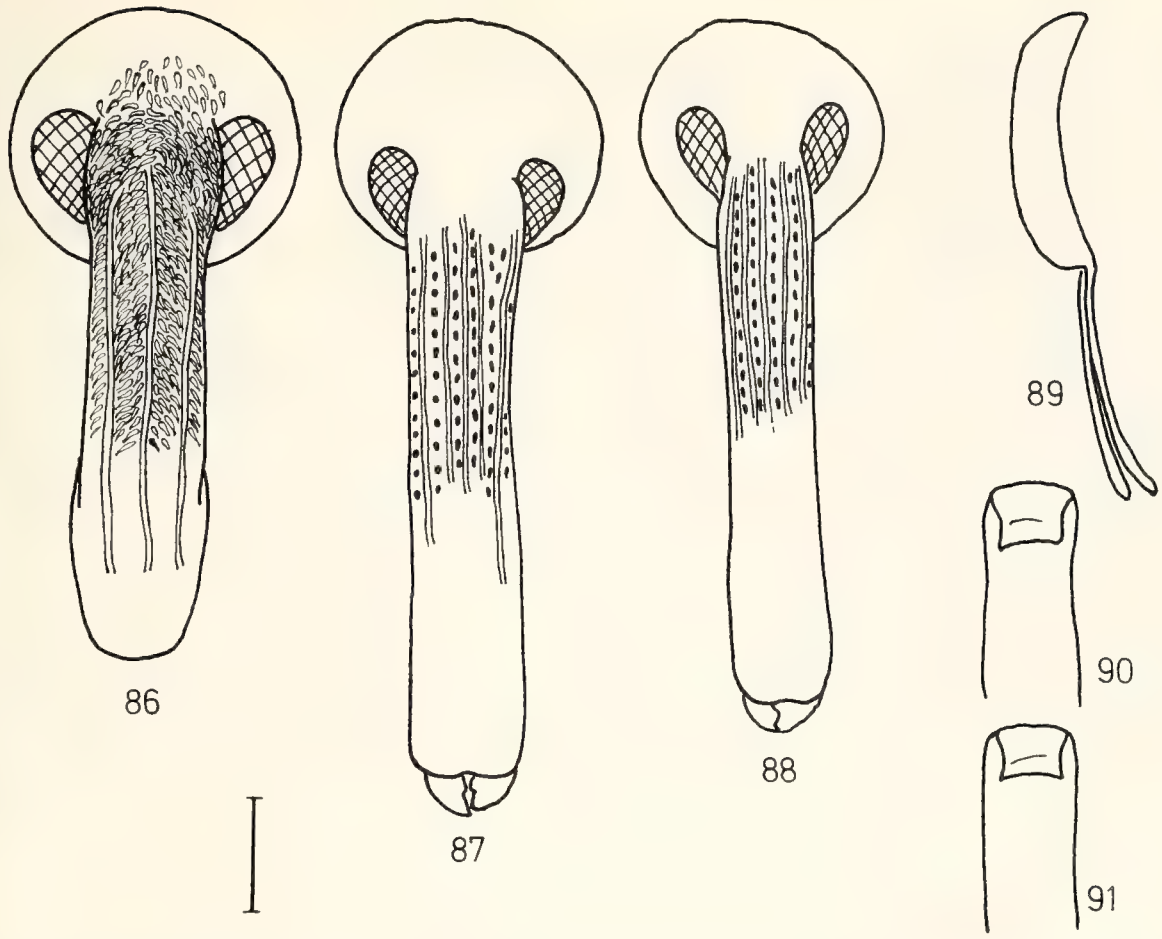
♂. Shiny, piceous, pronotum and elytra almost black; partly covered with a dirty crust; scales golden-yellow.

Rostrum as long as pronotum, densely minutely punctate at base, then with five fine longitudinal carinae (median and lateral carinae stronger than the intermediate ones) between bend and base of antennae, on entire basal part, except for carinae, with rather dense, recumbent scales both dorsally and laterally above scrobes; scales directed more or less obliquely to the median line; the apical part bare, smooth, mat, 1.5 times as long as broad, Head, except for a squamose frons, bare, shiny, indistinctly sculptured. Antennae with a slender scape clavate and densely squamose apically, funicle distinctly thickened apically, its joints 3–5 subglobular, joints 6 and 7 transverse; club ovate, acuminate at apex, 1.8 times as long as broad.

Pronotum slightly longer than broad, shallowly depressed anteriorly near lateral sides and posteriorly before scutellum, without any median line, densely and coarsely punctate, points not confluent; scales of two different types: first smaller entirely recumbent, sparsely and chaotically dispersed, and second larger, slightly elevated, forming on each side an indefinite row of small spots along median line and another similar row along lateral margin.

Elytra 1.7 times as long as broad, with very slightly rounded lateral sides; rows with rather small points, not impressed; intervals, as well as the transverse bridges between the points, flat, smooth, with tufts of large dense scales forming two indefinite transverse bands (about middle and behind it) and numerous spots basally and apically.

Meso- and metasternum densely and coarsely punctate, each point filled by a short recumbent scale, interspaces smooth and bare. Abdomen with similar but less dense



Figs. 86–88. Anchonini, head. – 86. *Nepalanchonus aurosquamosus* n. sp. ♂, – 87. *Himalanchonus thoracicus* n. sp. ♂, – 88. *Himalanchonus erirrhinoides* n. sp. ♂.

Figs. 89–91. Anchonini, aedeagus. – 89, 90. *Himalanchonus thoracicus* n. sp., – 91. *Himalanchonus erirrhinoides* n. sp. – Scale: 0.25mm.

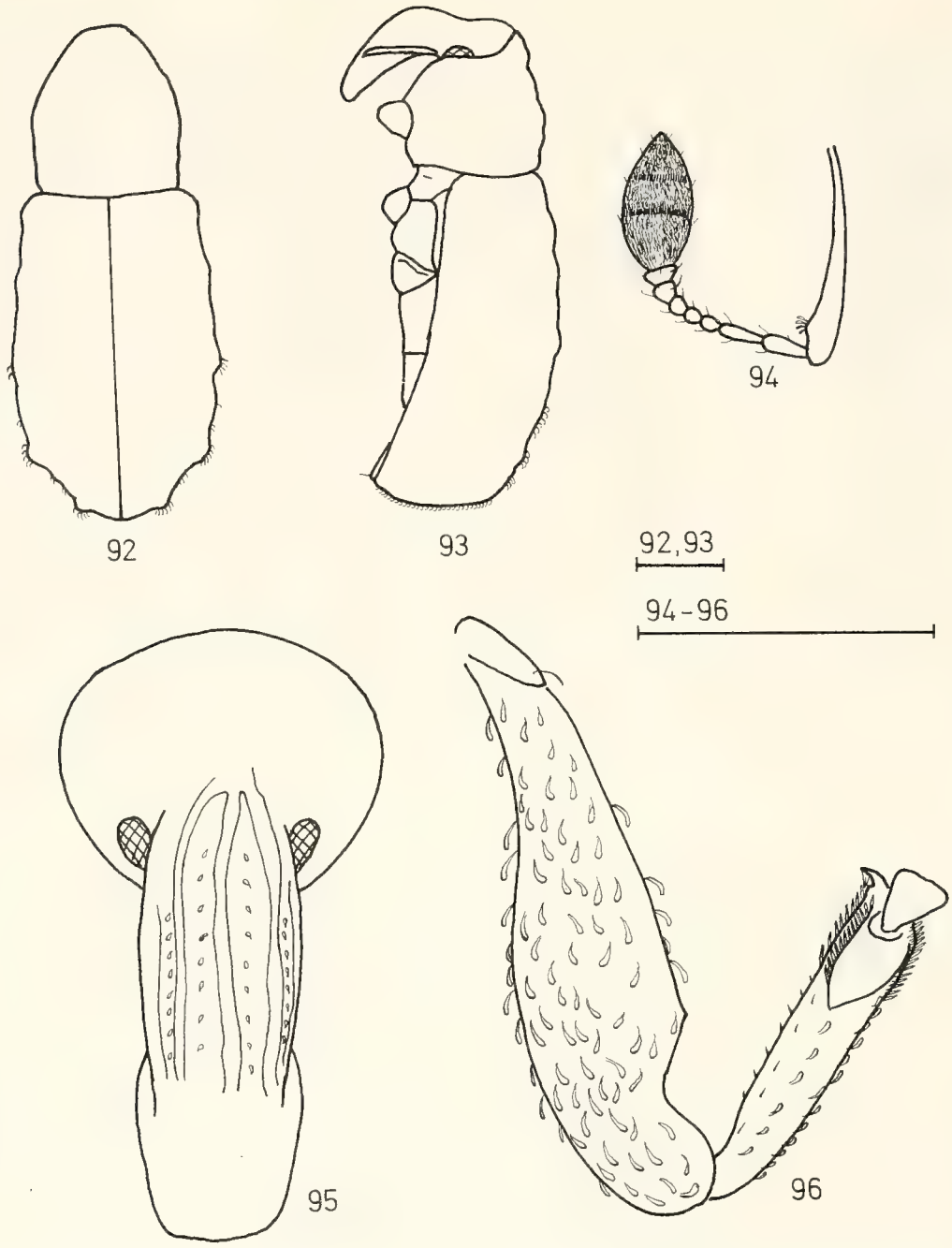
squamiferous points except for a flat last ventrite where the points are dense and a little smaller and the scales more hair-like. Interspaces between points smooth, glabrous.

Femora and tibiae with dense and coarse points each bearing a large, elongate, recumbent or slightly elevated scale; punctuation of tibiae more rugose. Tarsi with 1st joint longer than broad, especially on hind legs; 2nd joint as long as broad.

Length (without rostrum) 4.1 mm.

5. *Falsanchonus*-group

One more new species resembles a *Leptanchonus* species at the first glance, but cannot be included into the Anchonini because of its punctate mat head with the broad frons. Nevertheless, its similarity with *Leptanchonus* seems too great to be ignored. It may be an aberrant member of the same generic group, but I have not sufficient materials of non-Asiatic Anchonini to establish its relationships with certainty. An alternative possibility is the affinity of *Falsanchonus* n. gen. with the Neotropical subtribe Epistrophina which also includes somewhat Anchonini-like forms with a punctate head and a broad frons; no such forms have hitherto been recorded from Asia. Presently, I prefer to consider *Falsanchonus* n. gen. as a group of its own. The rostrum strongly curved and distinctly separated from the punctate head, the sculpture of the head and the non-excavated prosternum combined make this new genus sufficiently distinct from any other Molytinae described from the Old World.



Figs. 92–96. *Falsanchonus ausobskyi* n. sp. ♀. – 92. dorsal view. – 93. side view. – 94. antenna, – 95. head, – 96. front leg. – Scale: 0.75 mm.

5.1. *Falsanchonus* n. gen.

Type species: *Falsanchonus ausobskyi* n.sp.

Description. A wingless genus of Molytinae superficially strongly resembling *Leptanchonus*. Rostrum as long as pronotum, robust, 2.5 times as long as broad, strongly dilated distally, in lateral view narrowing anteriorly, distinctly separated from above, oblique, directed beneath base of rostrum and widely separated there. Head strongly protracted into prothorax, mat, distinctly punctate, its sculpture is not in a strong contrast with that of base of rostrum; eyes quite flat, lateral, almost entirely covered with postocular lobes in rest position; frons between them wider than base of rostrum. Antennae subapical, 7-jointed, with two basal joints much longer than the others; club entirely tomentose, distinctly separated from funicle, its joint 1 occupies about a half of its entire length. Pronotum slightly convex, convexly arched basally, anteriorly with

a strongly produced lobe entirely covering head from above; postocular lobes well-developed. Scutellum absent. Elytra elongate, without shoulders, with punctate rows and tuberculate intervals, almost vertically sloping at suture behind, with a distinct subapical tubercle; last marginal row of points shortened near hind coxa. Prosternum deeply excised anteriorly, somewhat flattened before the coxae but not excavated there. Intercoxal process of mesosternum very narrow, only slightly sloping forward. Metasternum extremely short, between mid and hind coxae not quite as long as diameter of mid-coxa; metepisternal suture distinct. First two ventrites in female convex, suture between them arched, distinct on sides only, obliterated medially; intercoxal process of 1st ventrite less broad than hind coxa; 2nd ventrite longer than two following together and a little longer than 1st behind coxae. 3rd and 4th ventrites very short, impunctate. Last ventrite with two long apical setae. Front coxae contiguous, mid-coxae extremely narrowly, hind coxae not very widely separated. Trochanteral seta present. Legs rather slender, with slightly clavate femora bearing below a tiny, indistinct denticle; hind femora reaching to base of last ventrite. Tibiae rather short, shorter than the corresponding femora; apical setose fringe strongly ascending on mid and hind legs and slightly so on 1st pair; uncus of front tibiae directed clearly more transversely than on the others. Tarsi short, spongy below, with 3rd joint only slightly excised at apex, not distinctly bilobed; last joint long, claws simple, slender, free.

5.1.1. *Falsanchonus ausobskyi* **n. sp.** (figs. 92–96)

Holotype: Nepal, Ilam Distr., Mai Pokhari, 2100 m, mixed forest, 31. III.–1. IV. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♀ (SMNS).

Named after A. Ausobsky who attended the 1980 expedition to East Nepal.

♀. Dull black; apex of rostrum, as well as coxae shiny, piceous; antennae and tarsi reddish-yellow; partly covered with a dirty crust; scales dirty-whitish, inconspicuous.

Rostrum as long as pronotum, up to antennal insertion mat, densely and finely aciculate, with three irregularly sinuate longitudinal carinae, then smooth and shiny, nearly impunctate; interspaces between carinae with small, narrow, recumbent, hair-like scales directed transversely; lateral sides coarsely rugosely punctate, with similar scales. Head with moderately dense shallow points bearing small recumbent setae and finely aciculate between them like in rostrum, mat. Antennae with scape strongly clavate distally; scape carries a few curved erect setae; funicle distinctly thickened apically, with first two joints long and nearly equal, joints 3–6 globose and joint 7 evidently transverse; club about twice as long as broad.

Pronotum longer than broad, nearly parallel-sided from base to beyond middle, then strongly narrowing anteriorly, densely and coarsely punctate, with interspaces between points irregularly and unequally elevated, with very sparsely dispersed, curved, hair-like scales; no definite mediane line.

Elytra narrow, elongate, 1.7 times as long as broad, slightly dilated from base to beyond middle, then rounded toward apex; punctate rows not impressed, with large but shallow elongate points; intervals densely and finely aciculate, impunctate, mat, each with a row of inconspicuous recumbent scales; uneven dorsal intervals, including suture, with large elongate tubercles indistinct anteriorly and much more strongly projected posteriorly where they also bear elevated, curved, hair-like scales.

Meso- and metasternum densely and coarsely punctate, two basal ventrites with equally large but much less dense shallow points, last ventrite very shallowly and indi-

stinctly punctate. Underside throughout densely and finely aciculate, mat. Femora strongly obliquely rugose, with curved, elevated, hair-like scales; tibiae longitudinally rugose, with similar scales, along interior margin with a row of short and thick acuminate setae. Tarsi only very sparsely setose above, their joint 1 elongate, especially on hind legs.

Length (without rostrum) 4.6 mm.

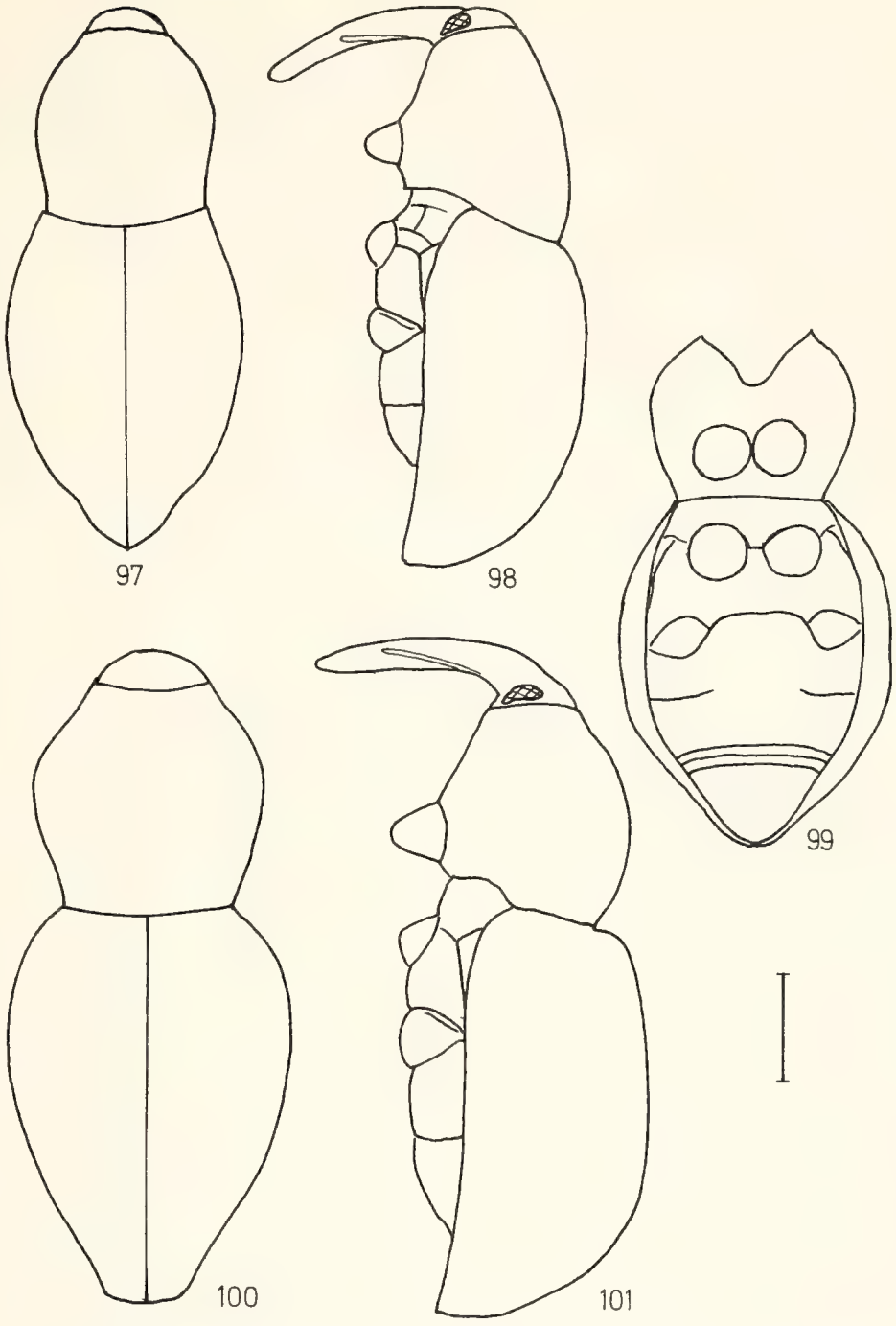
6. *Acamptella*-group

The genera constituting this group are clearly related to the Anchonini and, like members of the latter tribe, have the head shiny and glabrous; but they are distinguished by the rostrum scarcely separated from the forehead. Up to now, no Molytinae with such a combination of characters have been described from Asia, but the Afrotropical genus *Pseudacamptopsis* Voss 1965 is evidently allied to *Acamptella* n. gen. and very probably belongs to the same group. It ist not clear whether *Paracamptopsis* Hustache 1929, another Afrotropical genus claimed to be related to *Pseudacamptopsis*, is also a member of this generic complex, because it has the prosternum excavated in front of the coxae – an unusual feature for the Anchonini in the broadest sense. That no relations exist between these Afrotropical genera and the New World Acamptini was shown by Zimmermann (1974).

6.1. *Acamptella* n. gen.

Type species: *Acamptella rhododendri* n.sp.

Description. A wingless genus of Molytinae strongly resembling in shape *Pseudacamptopsis*. Rostrum not longer than pronotum, moderately stout, narrowing from base to apex with an indistinct dilatation at antennal insertion, in lateral view narrowing anteriorly, gently curved, barely separated from forehead. Scrobes lateral, anteriorly very shortly visible from above, directed beneath base of rostrum where they become very shallow and narrowly separated. Head semiglobose, glabrous, shiny; eyes quite flat, lateral, transverse; frons between them more narrow than base of rostrum and distinctly narrowing behind. Antennae inserted beyond middle of rostrum, with a rather short clavate scape not reaching to eye; funicle about as long as scape, 6-jointed, with first two joints much longer than the others; club with a very long and not tomentose 1st joint which occupies more than 2/3rds of its entire length, the other joints tomentose, forming together a rather short cone. Pronotum convex, rounded at base, subtruncate anteriorly, not covering head from above, strongly narrowing anteriorly as well as posteriorly; postocular lobes absent. Scutellum absent. Elytra elongate, slightly wider than pronotum, without shoulders, convex, regularly sloping behind, with coarse punctate rows and narrow intervals, without subapical tubercle; last marginal row of points not shortened. Prosternum normal, not shortened, deeply excised anteriorly, slightly depressed but not excavated before the coxae. Mesosternum nearly flat, its intercoxal process very narrow and almost horizontal; side-pieces more or less distinct. Metasternum short, as long as mid-coxae; metepisterna distinct, strongly triangular, shortened far before hind coxae. Two basal ventrites convex, slightly depressed medially in male, separated by arched suture indistinct in middle; intercoxal process of 1st ventrite very broad, wider than hind coxa, impressed along anterior margin. 3rd and 4th ventrites extremely short, impunctate; last ventrite with two long apical setae. Front coxae contiguous, mid-coxae extremely nar-

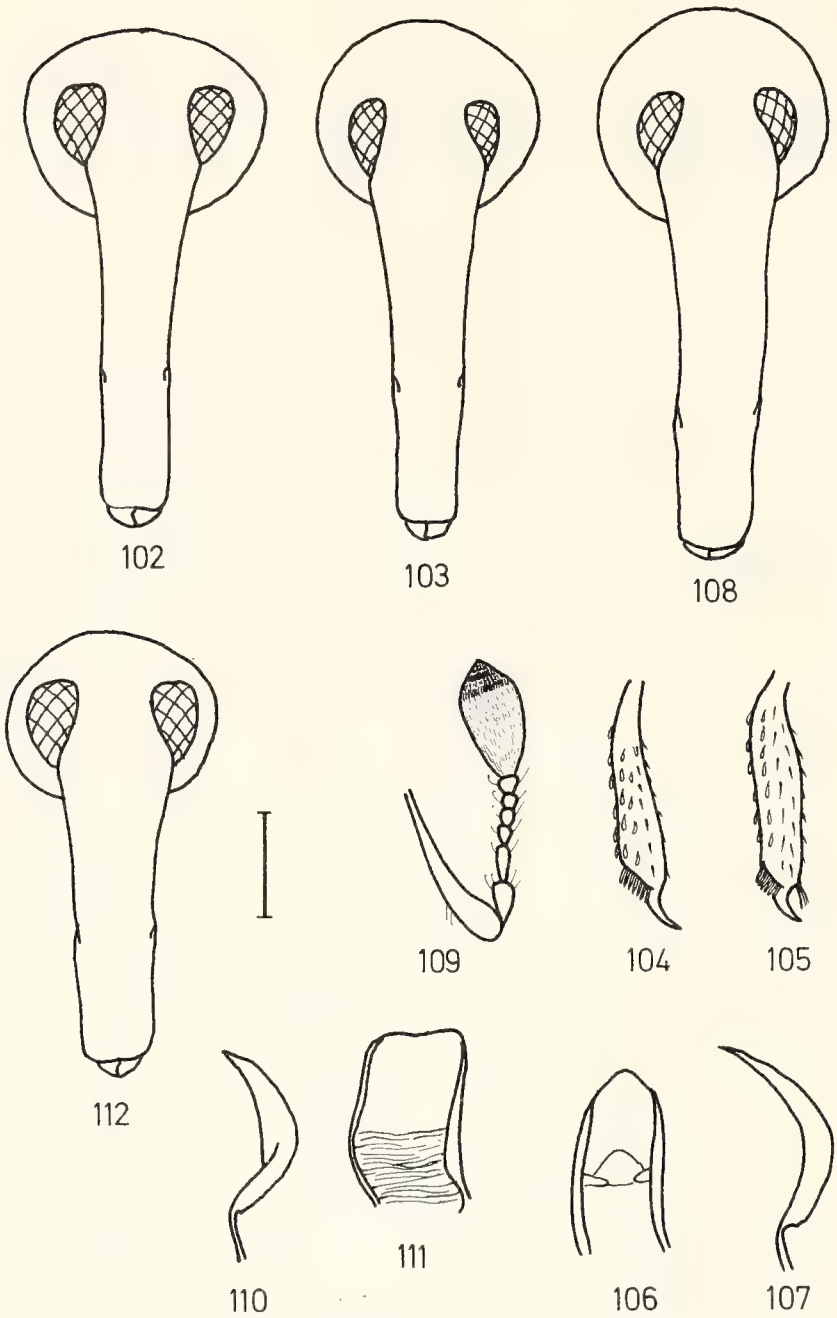


Figs. 97–99. *Acamptella rhododendri rhododendri* n. subsp. ♀. – 97. dorsal view, – 98. side view, – 99. ventral view.

Figs. 100–101. *Acamptella bicolor* n. sp. – 100. dorsal view, – 101. side view. – Scale: 0.5 mm.

rowly, hind coxae very widely separated. Trochanteral seta present. Legs rather slender, with clavate unarmed femora; hind femora projecting beyond base of last ventrite. Tibiae rather short, shorter than the corresponding femora; apical setose fringe oblique, uncus long, directed at an acute angle to the longitudinal axis of tibia. Tarsi with 3rd joint dilated, only slightly excised at apex, not bilobate; last joint rather stout, claws simple, slender, free.

The genus is distinguished from *Pseudacamptopsis* Voss 1965 by the normal eyes (reduced in *Pseudacamptopsis*), 6-jointed antennal funicle (5-jointed in *Pseudacamptopsis*), and flat, not tubercle-like intercoxal process of the mesosternum.



Figs. 102–107. *Acamptella rhododendri rhododendri* n. subsp. – 102. head ♂, – 103. head ♀, – 104. front tibia ♂, – 105. hind tibia ♂, – 106, 107, aedeagus.

Fig. 108. *Acamptella rhododendri mustangensis* n. subsp, head ♀.

Figs. 109–111. *Acamptella bicolor* n. sp. – 109. antenna, – 110, 111. aedeagus.

Fig. 112. *Acamptella* sp., head ♂. – Scale: 0.25 mm.

Acamptella bicolor n. sp. is somewhat aberrant because of the obliterated sutures of both meso- and metasternal pleurae; but it agrees well with the type species in all other important characters, and thus the creation of one more genus for it seems superfluous.

6.1.1. *Acamptella rhododendri* **n. sp.** (figs. 97–99, 102–107)

Holotype: Nepal, Parbat Distr., between Chitre and Ghandrung, Chitre side of the pass, 2800–2900 m, *Tsuga-Rhododendron* forest, 4.–7. V. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♂ (SMNS).

Paratypes: Nepal, Parbat Distr., between Chitre and Ghandrung, Chitre side of the pass, 2800–2900 m, *Alnus-Quercus-Rhododendron* forest, 6.V. 1980, leg. MARTENS & AUSOBSKY, 1 ♀ (SMNS)/ 1 ♀ (ZIL). – Parbat Distr., between Chitre and Ghandrung, Chitre side of the pass, 2950–3050 m, *Abies-Rhododendron* forest, Berlese, 5. V. 1980, leg. MARTENS & AUSOBSKY, 1 ♂, 2 ♀♀ (SMNS)/ 1 ♂, 1 ♀ (ZIL).

♂♀. Fuscous to niger, shiny, especially on underside; head, rostrum and legs more or less reddish, antennae and tarsi reddish-yellow; scales whitish-yellow.

Rostrum in both sexes gently curved, in female very slightly shorter than pronotum, thrice as long as its basal width, on basal fourth with coarse dense points, then finely and rather indistinctly punctate, in male a little shorter and less narrowing toward apex, densely and rather coarsely punctate at least on basal third where the points form rather regular longitudinal rows, then distinctly finely punctate up to apex. Head in male densely and coarsely punctate between eyes, finely and sparsely behind them; in female frons a little more narrow and less strongly punctate, other parts of head only indistinctly punctate. Antennal scape slightly curved, clavate; two basal joints of funicle equal in length, 2nd a little more slender than 1st; joints 3–6 gradually thickened, subglobose.

Pronotum slightly longer than broad, widest in anterior third, slightly constricted apically, dorsally this constriction is traced as a shallow depression from each side of the slightly raised median line; points large and dense, often partly confluent, bearing scale-like, recumbent, acuminate hairs directed transversely and mostly entirely or nearly so set in the corresponding point; more wide and long recumbent scales, subtruncate or rounded apically and also directed transversely, form three very indefinite longitudinal stripes. Interspaces between points smooth, very narrow, subreticulate. Elevated median line at best feebly marked, sometimes nearly absolete.

Elytra 1.5 times as long as broad, at the very base as broad as base of pronotum, widest a little before middle, by a quarter more wide than the maximum width of pronotum, gently sloping behind, subacuminate at apex; points large, elongate, closely distributed in hardly impressed rows; intervals narrow, sinuate, smooth, intervals 3 and 5 basally distinctly elevated, scarcely serrate; each point with a thick recumbent scale-like seta, intervals here and there with slightly elevated, long, narrow scales similar to those of pronotum and forming irregular spots or sometimes ill-defined transversal bands.

Underside densely and coarsely punctate, each point bearing a short and fine recumbent hair; 3rd and 4th ventrites impunctate, last ventrite less densely punctate, in male with a shallow transverse impression near hind margin. Legs strongly and densely punctate, each point with a recumbent scale; tarsi dorsally slightly setose.

Aedeagus acuminate apically.

Length (without rostrum) 2.1 – 2.5 mm.

This species is rather variable in colour, scaling, and sculpture.

Acamptella rhododendri mustangensis n. subsp. (fig. 108)

Holotype: Nepal, Mustang Distr., S Lethe, 2450–2600 m,broad leaved forest, 30. IV.–1. V. 1980, leg. MARTENS & AUSOBSKY, 1 ♀ (SMNS).

Paratypes: Same data as the holotype, 5 ♀♀ (SMNS)/ 2 ♀♀ (ZIL).

♀. Distinct from the nominative subspecies by the following characters: Dermless shiny, interspaces between large points of both upper- and underside extremely finely aciculate; anterior constriction of pronotum nearly obsolete, dorsally not defined at all; points on pronotum larger, less numerous; setae inside points of underside thick, scale-like.

Length (without rostrum) 2.3 – 3.0 mm.

6.1.2. *Acamptella bicolor* **n. sp.** (figs. 100, 101, 109–111)

Holotype: Nepal, Kathmandu Valley, Nagarjung ridge, Mt. Jamacok, 1900–2100 m, secondary forest, Berlese, 18. VIII. 1983, leg. MARTENS & SCHAWALLER, ♂ (SMNS).

♂. Dark red-brown, almost opaque, underside more shiny; head, rostrum and legs dark, elytra red with a humeral spot, a common strongly arched antemedian transverse band dilated far forward on lateral sides, as well as a preapical triangular spot on intervals 4–7 black; setae pale.

Rostrum as long as pronotum, 3.5 times as long as broad, gently curved, densely and coarsely punctate up to antennal insertion, points here forming longitudinal rows, then finely and sparsely punctulate. Head virtually impunctate. Antennae with scape slightly curved, clavate; two basal joints of funicle equal, rather long, the others subglobose.

Pronotum as long as broad, widest a little before middle, distinctly constricted laterally near apex, not depressed dorsally, coarsely and densely punctate, each point with a suberect stout seta, median line narrow, slightly raised, distinct; interspaces between points narrow, finely aciculate, reticulate.

Elytra almost 1.5 times as long as broad, widest at basal third, less than by 1/5th wider than pronotum at widest place, steeply sloping behind, obliquely subtruncate at apex; points large, mostly slightly elongate, punctate rows gently but distinctly impressed, especially behind; intervals narrow, sinuate, smooth, each with a row of distant, stout, suberect setae, interval 3 distinctly elevated and serrate at base, interval 5 not elevated here.

Underside densely and coarsely punctate, each point bearing a short and fine, inconspicuous, recumbent hair except for points of middle part of metasternum and for points of first two ventrites which are filled each by a short and broad recumbent scale. Sutures on sides of meta- und especially mesosternum obliterated. Legs strongly and densely punctate, each point with a fine suberect hair.

Aedeagus truncate apically.

Length (without rostrum) 3.0 mm.

This species is immediately distinct from *rhododendri* n. sp. by the larger size, different colour and absence of scaling; furthermore, the elytra are of a different shape, steeply sloping behind, with only the third interval raised at the base; the meso- and metasternal side-pieces indistinct; the aedeagus is also of a different shape, etc.

6.1.3. *Acamptella* sp.

A female specimen (Kathmandu Valley, Mt. Phulchoki, 2600–2650 m, *Quercus semecarpifolia* forest, 14. V. 1980, leg. MARTENS & AUSOBSKY, SMNS) is very similar to *rhododendri mustangensis* n. subsp., but has the rostrum shorter and the mid-coxae more distant; it probably represents a distinct species.

6.1.4. *Acamptella* sp. (fig. 112)

A male (Manang Distr., Marsyandi, Thimang/Bagarchap, 2250 m, *Tsuga-Acer-Rhododendron* forest, 14.–17. IV. 1980, leg. MARTENS & AUSOBSKY, SMNS), ist similar to *rhododendri rhododendri* n. subsp., but the rostrum is shorter, the basal edge of the elytra evidently transversely raised, and the base of the abdomen distinctly impressed medially. It probably belongs to another undescribed species, but presently the scarcity of material prevents its formal description. A badly damaged female (Manang Distr., Marsyandi, above Bagarchap, 2200 m, *Acer-Quercus* forest, Berlese, 12.–13. IV, 1980, leg. MARTENS & AUSOBSKY, SMNS) with the head and prothorax missing, also has the basal margin of the elytra somewhat raised, and may as well belong to the same species.

6.2. *Trachodisca* n. gen.

Type species: *Trachodisca synophthalma* n. sp.

Description. A wingless genus of Molytinae allied to *Acamptella* n. gen., but superficially somewhat resembles *Trachodes* Germar 1824. Rostrum about as long as pronotum, rather slender, slightly narrowing forward at base, then almost parallel-sided up to beyond middle, moderately dilated distally, evidently curved, in lateral view not narrowing anteriorly, hardly separated from forehead. Scrobes lateral, anteriorly very shortly visible from above, directed beneath base of rostrum where they become very shallow and narrowly separated. Head semiglobose, glabrous, shiny; eyes displaced forward, nearly contiguous, quite flat, transverse; frons between them nearly linear at middle, somewhat widening toward both ends. Antennae inserted subapically, with a rather short, clavate scape not reaching to eye; funicle longer than scape, 6-jointed, with two first joints much longer than the others; club subelliptical, with subtomentose joint 1 occupying a little more than a half of its entire length. Pronotum strongly convex, subglobose, subtruncate at base as well as at front margin, not covering head from above, strongly narrowing to both ends; no postocular lobes. Scutellum absent. Elytra elongate, much wider than pronotum, without shoulders, convex, regularly sloping behind, with coarsely punctate striae and narrow intervals, without subapical tubercle; last marginal row of points not shortened. Prosternum unusually short, deeply excised anteriorly, before coxae much more short than latters and depressed but not excavated here. Mesosternum nearly flat, its intercoxal process sloping forward, projecting over front margin of metasternal process, truncate at apex, side-pieces indistinct. Metasternum short, as long as mid-coxa, its episternae invisible. Two first ventrites convex, suture between them traceable only laterally; intercoxal process very broad, wider than hind coxae. Two following ventrites short, together as long as 2nd, rugose; last ventrite with four long apical bristles. Front coxae contiguous, mid-coxae narrowly, hind coxae very widely separated. Trochanteral seta present. Legs slender, with femora clavate and unarmed; hind femora not reaching to base of last ventrite. Tibiae slender, their apical setose fringe short, oblique, uncus long, directed at an acute angle to the longitudinal axis of tibia. Tarsi short and narrow, spongy below, last joint long and rather stout, claws simple, slender, free.

The genus can be recognized easily by its subcontiguous eyes and strongly shortened prosternum before the coxae which are unusual for Molytinae as a whole.

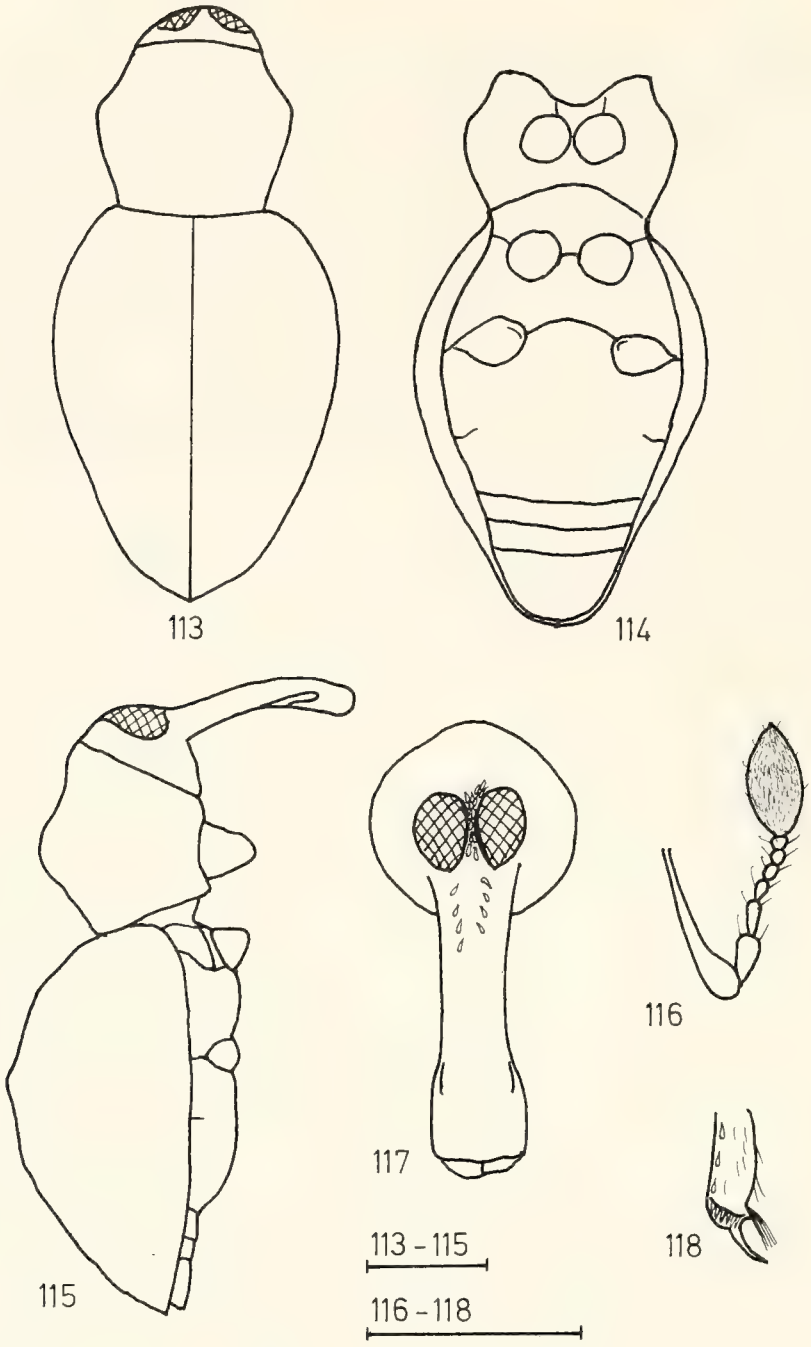
6.2.1. *Trachodisca synophthalma* n. sp. (figs. 113–118)

Holotype: Nepal, Ilam Distr., Gitang Khola, 2550 m, *Lithocarpus* forest, 28.–31. III. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♀ (SMNS).

Paratype: Nepal, Taplejung Distr., between Gunsa and Kibla, 3000 –2700 m, 11. IX. 1983, leg. Martens & Daams, ♀ (ZIL) (unmatured, with right elytron damaged).

♀. Red-brown, in one of the two specimens each elytron with two transverse black spots (before and behind middle); scales white to yellowish, elytra with two transverse bands of black scales (before and behind middle) interrupted at suture and reaching laterally to 6th interval; these bands in one specimen continuous, in another desintegrated into transverse rows of spots at the uneven intervals only.

Rostrum with longitudinal rows of moderately strong elongate points weakened beyond antennal insertion. Head finely and rather densely punctate although shiny. Small scale-like recumbent setae present between eyes (placed densely in two longitudi-



Figs. 113–118. *Trachodisca synophthalma* n.sp. ♀. – 113. dorsal view, – 114. ventral view, – 115. side view, – 116. antenna, – 117. head, – 118. apex of hind tibia. – Scale: 0.5 mm.

nal rows) and at basal third of rostrum where they are sparse and forming somewhat irregular longitudinal rows; on forehead the setae directed forward, on rostrum obliquely transversely. Antennae with scape slender and strongly clavate; funicle with first two joints equal in length, 1st joint thicker than 2nd, 3rd much shorter than 2nd but evidently longer than broad, 4th joint as long as broad, two next more thick, subglobose; club twice as long as broad.

Pronotum scarcely wider than long, shallowly but evidently constricted before apex, widest in middle, very densely punctate and subgranulate, the points bearing fine recumbent setae directed to the centre of disc; wider scale-like recumbent setae forming from each side a lateral and a sublateral longitudinal stripe and also set along anterior margin.

Elytra 1.3 times as long as broad, widest in anterior third, by 1/3rd wider than pronotum, very gradually sloping behind, striae shallow, closely punctate, each point with a small recumbent scale entirely positioned inside the point; intervals as wide as striae, convex; intervals 3, 5 and 7 scarcely more raised than the others; the even intervals each with a row of recumbent scales larger than those in the points; the uneven intervals with similar but much denser scales not forming any longitudinal rows and condensed here and there into indefinite spots or interrupted transverse bands; these scales are partly black as described above.

Underside densely and coarsely punctate, each point with a narrow recumbent hair-like scale projecting far beyond the point proper. Ventrites 3 and 4 impunctate, obliquely rugose; last ventrite with shallow points devoid of scales. Legs with femora and tibiae densely and coarsely punctate, scales in the points of the same type as on underside. Tarsal joint 1 longer than 2nd which is as long as broad.

Length (without rostrum) 2.4 mm.

7. *Anchonidium*-group

This group is generally regarded as lying within the subtribe Leiosomatina of the Molytini (Liparini) or Hylobiini and includes a number of Afrotropical and Mediterranean genera, such as *Anchonidium* Bedel 1884, *Pseudanchonidium* Osella 1979, *Aparopion* Hampe 1861, *Caulomorphus* Faust 1886, *Echinomorphus* Fauvel 1889, *Microcopes* Faust 1886, *Orinanchonus* Voss 1965, *Aparopionella* Hustache 1939, *Typoderus* Marshall 1953, *Gethen* Marshall 1953, and others. In fact, these genera are not closely related to *Leiosoma* Stephens 1831 and cannot be united with it in a single natural group. The name Typoderina Voss 1965 is available for this group of genera, but I do not use it here because the rank of the group is uncertain for me. One of the most peculiar (though neither universal nor unique for it) features of the *Anchonidium*-group is the head mostly strongly and deeply protracted into the prothorax so that the front margin of the latter seems much wider than the visible part of the former. A similar condition is observed in some Anchonini, but the genera of the *Anchonidium*-group have the rostrum not separated from the forehead, and the head scaled and sculptured. Previously, no members of this group were discribed from the Oriental region or from Palaearctic Asia east of its Mediterranean part. Three species represented in the collection at hand are closely allied and constitute a new genus described below.

7.1. *Microplinthus* n. gen.

Type species: *Microplinthus morimotoi* n. sp.

Description. A wingless genus of Molytinae with body cylindrical and mostly covered with a dirty crust; superficially a little resembling a small *Plinthus* Germar 1817 or *Neoplinthus* Bedel 1884, but not flattened dorsoventrally. Rostrum identical in both sexes, slightly shorter than pronotum, stout, cylindrical, slightly dilated apically, in lateral view not narrowing anteriorly, gently and regularly curved dorsally and nearly straight ventrally, not separated from above, directed beneath base of rostrum and widely separated there. Head deeply protracted into prothorax, punctate and not contrasting with rostrum in its sculpture; eyes quite flat, lateral, only slightly transverse, nearly round; frons between them wider than base of rostrum. Antennae subapical, with scape nearly straight, rather stout, clavate and not reaching to eyes; funicle as long as scape, 7-jointed, with two basal joints much longer than the others; club entirely

tomentose, distinctly separated from funicle, its 1st joint occupying about a half of its entire length, maximal width lies near middle, transverse sutures obscure. Pronotum slightly convex longitudinally as well as transversely, more or less constricted at apex, widest before middle, slightly rounded at base, truncate at apical margin, not covering head from above, not carinate; postocular lobes rather weak. Scutellum absent. Elytra elongate, nearly parallel-sided, slightly wider than prothorax, without shoulders, with an evident preapical tubercle at the end of 5th interval, almost flat longitudinally, convex transversely, gently sloping behind, at best slightly carinate, with distinct punctate rows, marginal row shortened near hind coxae. Prosternum deeply excised anteriorly, slightly flattened before the coxae. Mesosternum with pleurae undivided, intercoxal process very narrow, steeply sloping forward, Metasternum very short, between coxae less in length than the diameter of mid-coxa, hind margin excised in middle, metepisterna distinct, rather broad. First two ventrites somewhat convex even in male, not impressed, separated by a distinct arched suture, equal in length; intercoxal process not very broad, narrower than hind coxa. 3rd and 4th ventrites equal, not very short, together as long as 2nd ventrite, impunctate. Last ventrite flat, broadly rounded at apex, with two long bristles near apical margin. Front coxae contiguous, mid-coxae narrowly separated, hind coxae not very widely so. Trochanteral seta present. Legs rather short and stout, with femora gently clavate and armed below with an obtuse, indistinct tooth; hind femora reaching to base of 4th ventrite only. Tibiae shorter than the corresponding femora, with apical setose fringe strongly oblique; at least four hind legs with a distinct, far ascending talus; uncus directed obliquely. Tarsi short, narrow, with a spongy sole below divided by a bare median line; joint 3 only slightly dilated, excised apically but not distinctly bilobed; claws small, slender, simple, strongly distant.

By the 7-jointed antennal funicle, normal eyes, non-carinate pronotum and elytra, and continuous front coxae combined, the new genus seems to be especially resembling *Anchonidium, Pseudanchonidium* and, to a lesser degree, *Orinanchonus*, but is distinguished from all of them by the narrow, almost parallel-sided elytra, the presence of the postocular lobes, and the tibiae with the strongly oblique apical setose fringe and ascending talus.

7.1.1. *Microplinthus morimotoi* **n. sp.** (figs. 119–121, 126–131)

Holotype: Nepal, Taplejung Distr., Simbua Khola, Yalung, 3450 m, Berlese, 8. IX. 1983, leg. Martens & Daams, ♂ (SMNS).

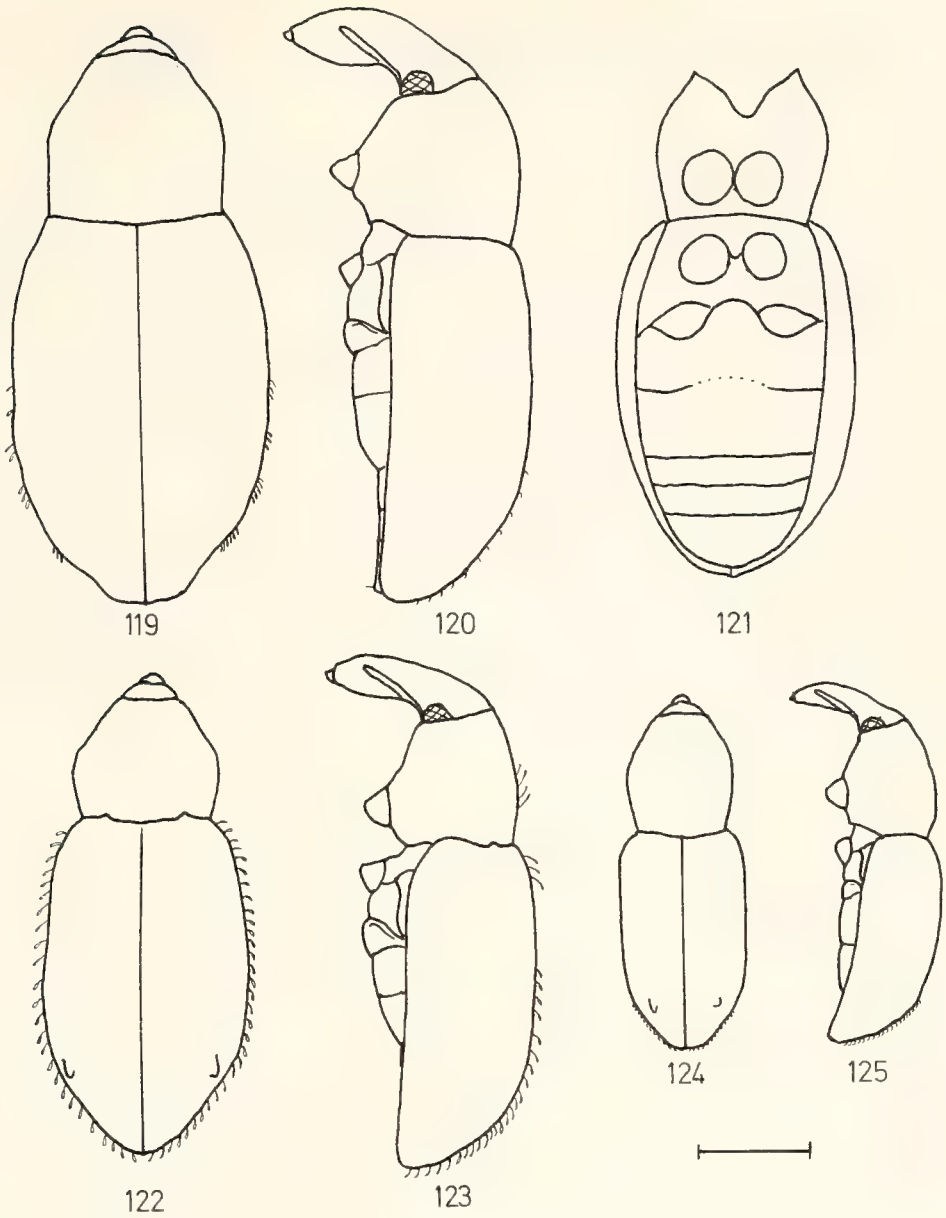
Paratype: Same data as holotype, ♀ (ZIL).

Named after Dr. K. Morimoto, the splendid specialist in Asiatic weevils.

♂♀. Piceous, somewhat reddish, legs and especially antennae less dark; setae pale.

Rostrum up to antennal insertion mat, densely and coarsely punctate and with three irregular longitudinal wrinkles converging both basally and apically; each point with a short, scale-like, recumbent seta directed transversely; interspaces between the points finely aciculate; apical portion of rostrum smooth, bare, shiny, almost impunctate. Sculpture and pubescence of head is similar to those of base of rostrum. Scape with a few suberect scale-like setae at apex; funicle rather slender, slightly thickened apically, its 1st joint as long as 2nd and somewhat more thick, joint 3 and the following ones as long as broad, globular; club elongate, twice as long as broad.

Pronotum as long as broad, subparallel on posterior 2/3rds, then narrowing forward, gently constricted apically, points very dense and large, each bearing a short hair directed transversely and entirely set into point; near front margin the points become



Figs. 119–121. *Microplinthus morimotoi* n. sp. ♂. – 119. dorsal view, – 120. side view, – 121. ventral view.

Figs. 122–123. *Microplinthus setulosus* n. sp. ♀. – 122. dorsal view, – 123. side view.

Figs. 124–125. *Microplinthus minimus* n. sp. ♂. – 124. dorsal view, – 125. side view. – Scale: 1.0 mm.

much smaller; interspaces between points smooth, somewhat uneven, on anterior half with a few, sparsely dispersed from both sides of middle, long, curved, erect, clavate, scale-like setae; no median line.

Elytra 1.5 times as long as broad, slightly rounded laterally, points in rows large, round, close to each other, distance between them less than their own diameter, each point with a small recumbent scale directed behind which is much less in length than diameter of point; intervals narrower than points, smooth, somewhat sinuate; intervals 1, 3, 5, and 7 with a row of long, thick, scale-like, clavate, erect setae placed distantly on first 1/3rd and much denser apically; intervals 3 and 5 raised at base, the others almost flat.

Underside densely and coarsely punctate, each point with a short recumbent scale-like seta directed behind; ventrites 3 and 4 almost mat, impunctate, minutely setose;

last ventrite flat, very shallowly and indistinctly punctate. Femora and tibiae with dense and somewhat rugose squamiferous points.

Length (without rostrum) 4.6 – 5.1 mm.

7.1.2. *Microplinthus setulosus* **n. sp.** (figs. 122, 123, 132)

Holotype: Nepal, Gorkha Distr., Chuling Khola, Meme Kharka, 3300–3400 m, *Abies-Rhododendron* forest, Berlese, 5.–6. VIII. 1983, leg. Martens & Schawaller, ♀ (SMNS).

♀. Reddish-piceous, opaque, tarsi and antennae reddish-yellow; setae pale.

Structurally similar to the previous species, but distinct in the following points: Rostrum in basal part with longitudinal wrinkles only scarcely marked, indistinct, at bare apex finely aciculate, dull; funicular joint 3 a little longer than broad; antennal club short and broad, less than 1.5 times as long as wide. Pronotum a little wider than long, more constricted apically, distinctly narrowing to base, less even dorsally, with points smaller and erect setae longer than in *morimotoi* n. sp.; impunctate median line narrow but clearly visible on anterior half. Elytra with very shallow and indistinct points in dorsal rows, setae in intervals 1, 3, 5, and 7 longer; intervals 3 and 5 slightly and somewhat tuberculately raised throughout. Ventrites 3 and 4 indistinctly punctate.

Length (without rostrum) 4.5 mm.

7.1.3. *Microplinthus minimus* **n. sp.** (figs. 124, 125, 133–135)

Holotype: Nepal, Kaski Distr., above Dhumpus, 2100 m, Berlese, 8.–10. V. 1980, leg. Martens & Ausobsky, ♀ (SMNS).

♀. Piceous, opaque, rostrum and legs less dark, reddish, antennae and tarsi reddish-yellow; setae pale.

Rostrum up to antennal insertion with longitudinal rows of rather large but not very dense points each bearing a small, transversely directed, recumbent, scale-like seta, beyond antennal insertion smooth, bare, shiny, finely and indistinctly punctate. Sculpture and pubescence of head identical to those of base of rostrum. Antennae relatively short, with scape robust, bearing a few suberect scale-like setae, funicle robust, much thickened apically, with joint 1 much thicker than 2nd; joints 3 and 4 globular, as long as broad, the following joints somewhat transverse; club short and broad, 1.5 times as long as wide.

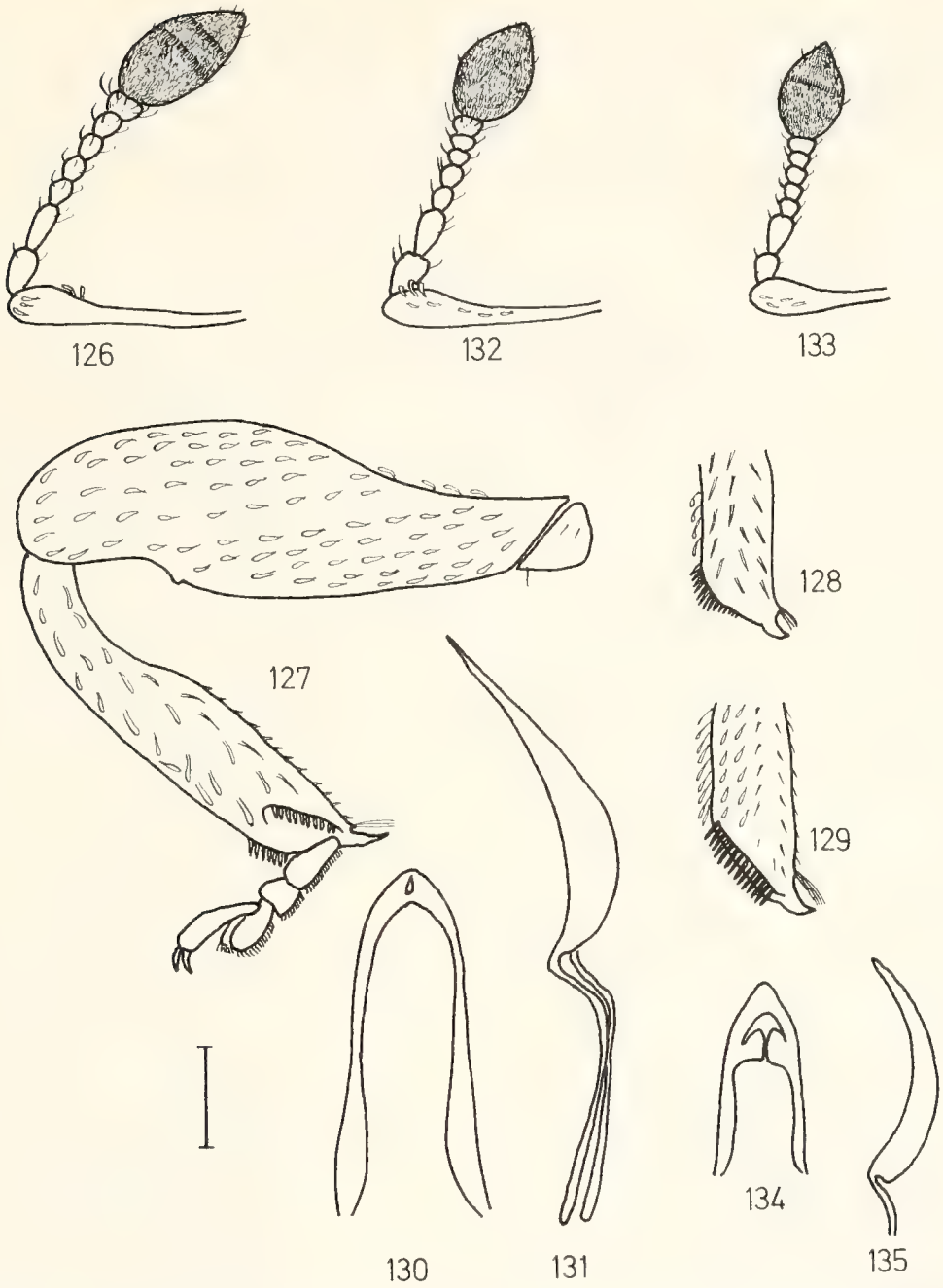
Pronotum as long as broad, slightly narrowing to base, gently constricted apically, points large and dense, each bearing a large, recumbent, scale-like, broad seta a little projecting beyond the point and directed obliquely; no erect setae; no median line.

Elytra 1.7 times as long as broad, with almost rectilinear lateral sides; points in rows large, round, close to each other, each point with a small recumbent seta directed behind; intervals very narrow and irregularly sinuate, setae in intervals 1, 3, 5, and 7 broad, scale-like, almost recumbent anteriorly, elevated and strongly curved in apical third; intervals 3 and 5 raised, especially anteriorly.

Underside coarsely punctate, points on sternum dense, on first two ventrites much sparser; ventrites 3 and 4 with indistinct, last ventrite with shallow but distinct points. Femora and tibiae coarsely rugosely punctate, points with large recumbent scale-like setae.

Length (without rostrum) 2.8 mm.

Easily identifiable by the small size, absence of erect setae, robust antennae.



Figs. 126–131. *Microplinthus morimotoi* n. sp. ♂. – 126. antenna, – 127. front leg, – 128. apex of front tibia, – 129. apex of hind tibia, – 130, 131. aedeagus.

Fig. 132. *Microplinthus setulosus* n. sp. ♀, antenna.

Figs. 133–135. *Microplinthus minimus* n. sp. ♂. – 133. antenna, – 134, 135. aedeagus. – Scale: 0.25 mm.

8. Tribe Paipalesomini

8.1. *Peribleptus* Schoenherr 1843

This Oriental tribe is represented in Nepal by (at least) two species of the genus *Peribleptus* Schoenherr 1843.

8.1.1. *Peribleptus scalptus* Boheman 1843

Material: Taplejung Distr., Kabeli Khola above Yamputhin, 2000–1700 m, mixed forest in gorge, 3. IX. 1983, leg. Martens & Daams, 1 ♂, 1 ♀ (SMNS)/ 1 ♀ (ZIL).

This species has already been recorded in Nepal from Mt. Everest area (Voss 1937).

Fig. 136. Collecting localities of Mylotinae in Nepal. – *1.* Pass Jungla Banjyang and surroundings (*Niphadonyx martensi*); – *2.* Lethe and Ghasa (*Himalanchonus erirrhinoides, Acamptella rhododendri mustangensis, Peribleptus parallelus*); – *3.* Between Chitre and Ghandrung (*Himalanchonus thoracicus, Acamptella rhododendri rhododendri*); – *4.* Between Ulleri and Birethanti (*Peribleptus parallelus*); – *5.* Dhumpus (*Microplinthus minimus*); – *6.* Thimang/Bagarchap (*Acamptella* sp.); – *7.* Chuling Khola with Meme Kharka and Kalo Pokhari (*Microniphades schawalleri, Niphadonyx nepalensis, Microplinthus setulosus*); – *8.* Between Tabruk and Rupina La (*Niphadonyx nepalensis*); – *9.* Upper Darondi Khola to Barpak (*Niphadonyx nepalensis, N. martensi*); – *10.* Mt. Jamacok (*Acamptella bicolor*); – *11.* Mt. Phulchocki (*Acamptella* sp., *Acicnemis* sp.); – *12.* Jiri and surroundings (*Niphadomimus niger, Niphades* sp.); – *13.* Tinjura Dara (*Niphadomimus nigriventris*); – *14.* Between Gunsa and Kibla (*Trachodisca synophthalma*); – *15.* S Gunsa (*Niphadonyx* sp.); – *16.* Simbua Khola, Yalung (*Microplinthus morimotoi*); – *17.* Yamputhin (*Peribleptus scalptus*); – *18.* Between Deorali, Sheldoti and Puspati (*Acicnemis* sp.); – *19.* Gitang Khola (*Leptanchonus major, L. minor, Trachodisca synophthalma*); – *20.* Mai Pokhari (*Nepalanchonus aurosquamosus, Falsanchonus ausobskyi, Acicnemis* sp.).

8.1.2. *Peribleptus parallelus* Hartmann 1903

Material: Kaski Distr., between Ulleri and Modi Khola valley, Birethanti, 2000–1000 m, 14. VII. 1973, leg. MARTENS, 1 ♂, 2 ♀♀ (SMNS)/ 1 ♀ (ZIL). – Mustang Distr., between Lethe and Ghasa, 2450–2150 m, 9. VII. 1973, leg. MARTENS, 1 ♀ (SMNS)/ 1 ♀ (ZIL).

This species has hitherto been known only from NE India (Assam).

9. Tribe Acicnemidini

9.1. *Acicnemis* Lacordaire 1866

Two species from Nepal listed below belong to the large, mostly Oriental genus *Acicnemis* Lacordaire 1866, and both are probably undescribed, but more comparative materials are needed for a definite suggestion.

9.1.1. *Acicnemis* sp.

Material: Kathmandu Valley, Mt. Phulchoki, 2500–2700 m, (end of) I. 1970, leg. MARTENS, 1 ♂ (SMNS). – Panchthar Distr., between Deorali, Puspati and Sheldoti, 2800–2500 m, *Lithocarpus* forest, Berlese, 28. VIII. 1983, leg. MARTENS & DAAMS, 1 ♂ (ZIL).

Probably a new species, allied to *languida* Hubenthal 1922, from Sumatra.

9.1.2. *Acicnemis* sp.

Material: Ilam Distr., Mai Pokhari, 2150–2250 m, 23.–25. VIII. 1983, leg. MARTENS & DAAMS, 1 ♀ (SMNS).

Allied to *mansueta* Faust 1894, widely distributed in the Oriental region.

10. References

ASLAM N. A. (1963): On the genera of Indo-Pakistan Cleoninae and Hylobiinae (Coleoptera: Curculionidae). – Bull. Br. Mus. nat. Hist., (Ent) **13**: 47–66; London.

MORIMOTO K., (1982): The family Curculionidae of Japan. I. Subfamily Hylobiinae. – Esakia, **19**: 51–121; Hikosan.

PAJNI H. R. & S. SOOD (1982): First record of genera *Niphadonyx* Dalla Torre and *Ischnopus* Fst. and description of two new species from India (Coleoptera: Curculionidae: Hylobiinae). – J. Bombay nat. Hist. Soc., **79**: 363–369; Bombay.

VOSS E. (1937): Über ostasiatische Curculioniden (Col., Curc.). – Senckenbergiana, **19**: 226–282; Frankfurt a. M.

– (1955): Über einige in Fukien (China) gesammelte Rüssler, V, nebst einer Gattung und Art aus Junnan (Col., Curc.). – Ent. Bl., **51**: 21–45; Krefeld.

– (1965): Coleoptera Curculionidae. II. – Mission zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale (P. BASILEWSKY et N. LELEUP, 1957); Résultats scientifiques. 5-me partie. – Annls. Mus. r. Afr. cent., (Ser. Zool.) **138**: 293–377; Tervuren.

ZIMMERMANN E. C. (1974): Studies of Acamptini (Coleoptera Curculionidae: Cossoninae). – Coleopts Bull., **28**: 133–142; Washington.

Author's address:

Dr. VLADIMIR V. ZHERICHIN, Paleontological Institute of the USSR Academy of Sciences, Profsoyuznaya ul. 113, USSR-117868 Moscow.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

SMITHSONIAN
MAY 24 1988
LIBRARIES

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 412	9 S.	Stuttgart, 31. 12. 1987

Biologie, Larval- und Genital-Morphologie von *Istochaeta hemichaeta* Brauer & Bergenstamm (Diptera: Tachinidae)*

Biology, Larval- und Genital-Morphology of *Istochaeta hemichaeta* Brauer & Bergenstamm (Diptera: Tachinidae)

Von Hans-Peter Tschorsnig, Stuttgart

Mit 9 Abbildungen

Summary

Istochaeta hemichaeta B. B. (Diptera:Tachinidae) is a parasite of *Maladera holosericea* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae). Biology, early stages, and male and female postabdomen of the fly are described. *Istochaeta steinbergi* Borisova is a junior synonym (**n. syn.**) of *I. hemichaeta* B. B.

Zusammenfassung

Istochaeta hemichaeta B. B. (Diptera: Tachinidae) parasitiert *Maladera holosericea* Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae). Biologie, Entwicklungsstadien sowie männliches und weibliches Postabdomen der Fliege werden beschrieben. *Istochaeta steinbergi* Borisova ist ein jüngeres Synonym (**n. syn.**) von *I. hemichaeta* B. B.

1. Einleitung

Istochaeta hemichaeta ist eine Tachinen-Art, die nur sehr selten gefunden wird. Die aus der Literatur bekannten Fundorte sind Villach in Kärnten (Strobl 1901), Triest und Bozen in Italien, Dresden und Genthin in der DDR (Stein 1924), Frankfurt a. d. Oder in der DDR (Riedel 1934), Rodltal in Oberösterreich (Herting 1973) sowie Jedrzejow in Polen (Karczewski 1979). Der Typus stammt von Sizilien (Brauer & Bergenstamm 1889). Über die Biologie von *I. hemichaeta* war bisher

*) Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

nichts bekannt, doch sind andere Arten der Gattung *Istochaeta* aus Imagines von Scarabaeiden (Melolonthinen) gezogen worden (Borisova-Zinov'eva 1964). Der Lebendfang einer Anzahl ♂♂ und ♀♀ auf der Pferdstriebdüne in Sandhausen bei Heidelberg (18. 5. 86; 9. und 17. 5. 87) ermöglichte ein genaueres Studium der Art.

2. Biologie von *Istochaeta hemichaeta*

2.1. Flugzeit

Die Funddaten von *Istochaeta* (10 Daten einschließlich der eigenen) liegen überwiegend in dem bemerkenswert engen Rahmen zwischen dem 13. und 27. Mai. Nur 2 Fänge datieren früher (1. und 9. Mai). Die kurze Flugzeit erklärt vielleicht die Seltenheit der Tachine in den Sammlungen.

2.2. Verhalten der Imagines

Das Naturschutzgebiet Pferdstriebdüne in Sandhausen ist ein Gebiet kalkhaltiger Sande mit besonderer Trockenrasenvegetation. Näheres hierzu siehe bei Philippi (1971). Alle Exemplare der Tachine wurden von mir am Tage (10^{30} – 18^{00} Uhr) von blühender *Euphorbia seguieriana* gekäschert. Blütenbesuch zur Nahrungsaufnahme ist daher anzunehmen, obgleich die Fliegen dabei nicht direkt beobachtet werden konnten. Auch Stein (1924) fing seine Exemplare auf *Euphorbia*-Blüten. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß *I. hemichaeta* tagaktiv ist, und nicht – wie die meisten *Istochaeta*-Arten – in der Dämmerung fliegt. Aktivität am Tage wurde von Borisova-Zinov'eva (1964) auch bei *Istochaeta rufipes* Vill. und *I. zimini* Borisova nachgewiesen; letztere Art ist nach der Struktur des ♂ und ♀ Postabdomens sehr wahrscheinlich nahe mit *I. hemichaeta* verwandt.

Da zu erwarten war, daß *I. hemichaeta* – wie ihre Gattungsverwandten – Scarabaeidae-Imagines parasitiert, brachte ich 4 ♀♀ (Fang am 17. Mai) mit 2 in Sandhausen gefundenen Scarabaeidae (*Maladera holosericea* Scop. und *Onthophagus* spec.) zusammen[1]). Die Tiere wurden in einer mit Luft prall gefüllten, klaren Plastiktüte gehalten, die dem diffusen Tageslicht ausgesetzt war. Zur Ernährung dienten die Blüten von *Anthriscus* und *Spiraea,* die eifrig mit dem Rüssel betupft wurden. Versteckmöglichkeiten für den Käfer waren nicht vorhanden.

Ergebnis: *Onthophagus* spec. wurde nicht parasitiert. Das weibliche Exemplar von *Maladera holosericea* hingegen wurde bereits ab dem 1. Tag mit Eiern belegt (Abb. 1). Die Eiablage muß – aus morgendlichen und abendlichen Kontrollen zu schließen – während der Tagesstunden stattgefunden haben. Insgesamt kam es im Zeitraum von 5 Tagen zur Ablage von 10 Eiern, von denen sich allerdings 3 wieder vorzeitig ablösten. Die verbliebenen 7 Eier klebten jedoch so fest an der Käferoberfläche, daß sie sich mit einer Nadel nicht entfernen ließen, ohne zu zerbrechen. Die Eier wurden abgelegt auf Pronotum (2), Elytren (5) und Pygidium (3). Eine derartig hohe Superparasitierung kann aber wohl nur unter experimentellen Bedingungen zustande kommen.

---

[1]) Dr. B. Herting, der das Experiment zeitweise betreute und das Manuskript kritisch las, sei herzlich gedankt.

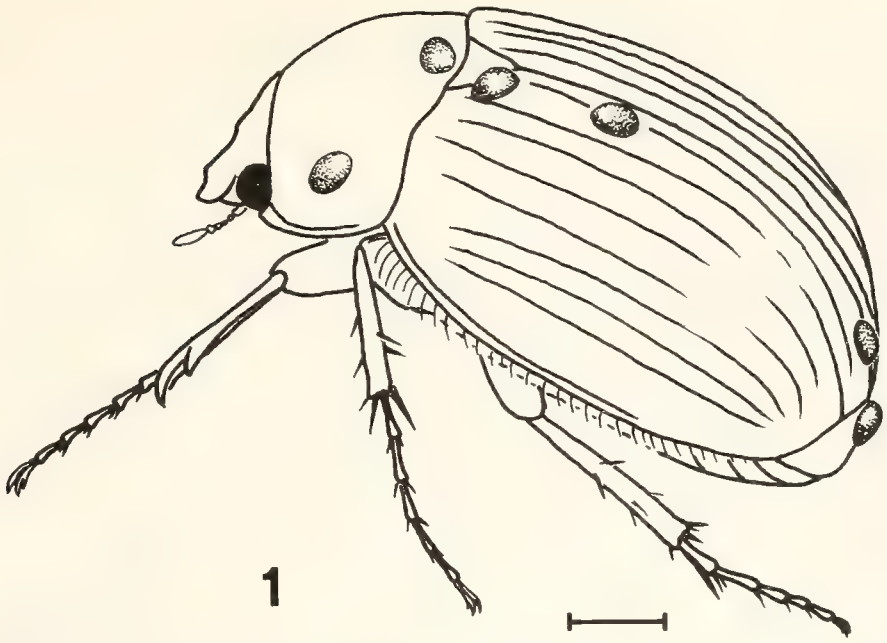


Abb. 1. *Maladera holosericea* belegt mit 6 Eiern von *Istochaeta hemichaeta* am 2. Tag der Eiablage. – Maßstrich: 1 mm.

2.3. Eivorrat der ♀♀

3 ♀♀, die 6–8 Tage an der Eiablage gehindert und dann seziert wurden, hatten einen Vorrat von jeweils 31–45 Eiern bei sich. Nur das älteste, bis zur Basis der Legeröhre vorgerückte Ei wies eine entwickelte Larve auf. Die Art ist also echt ovipar, jedes Ei wird erst dann befruchtet, wenn das vorausgegangene abgelegt worden ist. Die Mikropyle des befruchteten Eies war nach vorn orientiert, der Mundhaken der darin befindlichen Larve jedoch nach hinten.

2.4. Wirt

Maladera holosericea ist in Mittel- und Osteuropa in sandigen Gebieten nicht selten. Die Art läßt sich nach Angaben von Horion (1958) und eigenen Beobachtungen tagsüber in der Vegetation finden. Der Käfer überwintert; die neue Generation erscheint im September/Oktober. Aufgrund der Funddaten besteht kein Zweifel, daß *I. hemichaeta* nur eine Generation pro Jahr hat. Die im Frühjahr geschlüpften Fliegen parasitieren somit den überwinterten Käfer.

Bei der Untersuchung des Sammlungsmaterials von *Maladera holosericea* im Naturkundemuseum Stuttgart (22 Exemplare) fand sich lediglich ein Ei auf dem Pronotum eines weiblichen Käfers (Italien, Brenta, Stenico, 17.–23. 5. 75, leg. W. Schawaller).

2.5. Sektionsbefund

Der parasitierte Käfer verendete nach etwa 14 Tagen. Die genauere Untersuchung ergab folgende Einzelheiten: Unter 6 der insgesamt 7 leeren Eischalen (auf Pronotum 1, Elytren 3, Pygidium 3) befand sich ein annähernd kreisrundes Einbohrloch (Abb. 2 *E*) von 50–55 µm Durchmesser. Die Einbohröffnung lag unter dem der Mikropyle abgewandten Ende des Eies. Der Rand des Bohrlochs war innerhalb und außerhalb des Körpers durch krustenartige Ablagerungen (vermutlich eingetrock-

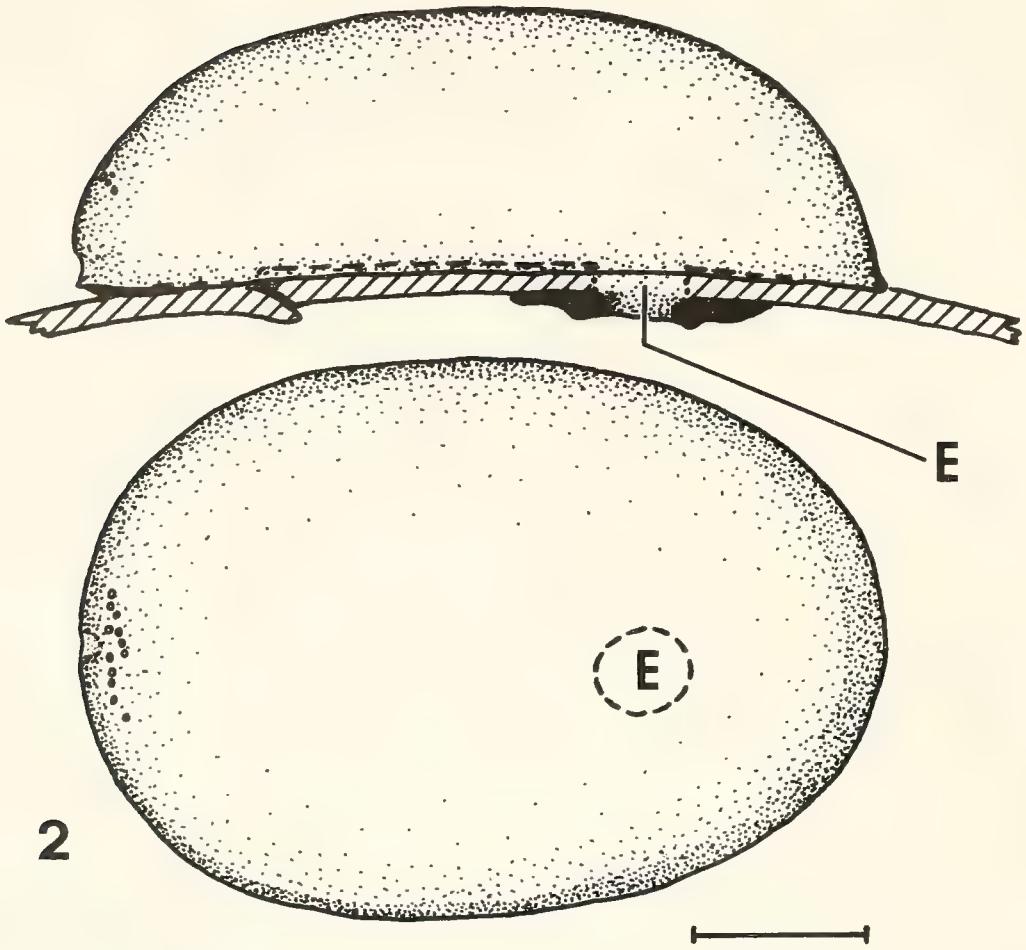


Abb. 2. *Istochaeta hemichaeta.* Ei, lateral und dorsal; *E* = Einbohröffnung der Larve im Pygidium. – Maßstrich: 0,1 mm.

nete Hämolymphe) dunkel gefärbt. Der 7. Larve war es hingegen nicht gelungen, die Elytren vollständig zu durchbohren, denn ihr Mundhaken fand sich ein wenig abseits in der untersten Schicht der Flügeldecken.

Beim Sezieren des Käfers wurden folgende Stadien der Parasiten gefunden:

- Im Abdomen ein normal entwickeltes Puparium, mit dem Kopfende nach hinten orientiert, in unmittelbarer Nähe hierzu die Exuvien des zugehörigen 1. und 2. Larvenstadiums.
- Im weitgehend leeren Mesothorax, sehr an die Wand der Sklerite gedrängt, 4 stark beschädigte Larven des 2. Stadiums, dazu 2 zugehörige Mundhaken des 1. Stadiums.

Der Verbleib von einer Larve und 2 Exuvien des 1. Stadiums blieben somit ungeklärt. Eine Trichterbildung war nicht feststellbar. Der mit Nahrungsresten dick gefüllte Darm im Abdomen des Käfers war unverletzt. Die Beschädigungen der toten Larven des 2. Stadiums deuten auf einen aktiven Kampf hin, bei dem nur die eine, entwickelte Larve überlebte. Entsprechend dem Größenverhältnis von Wirt und Parasit kann sich nur eine Larve im Körper von *Maladera* entwickeln.

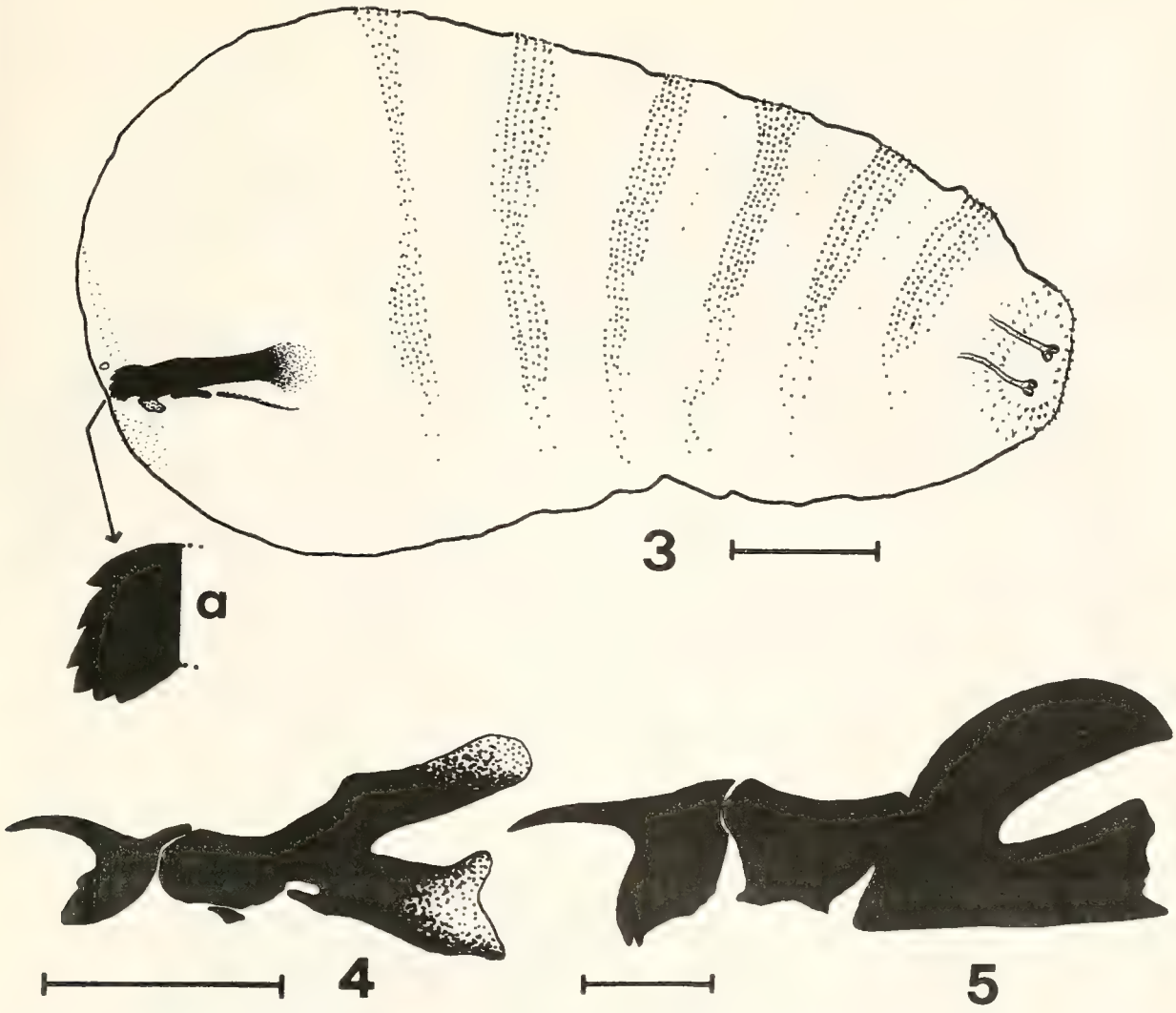


Abb. 3–5. Larvenstadien von *Istochaeta hemichaeta*. – 3. Larvenstadium 1; *a* = vergrößert gezeichnetes Apikalende des Mundhakens; – 4. Mundhaken des 2. Larvenstadiums; – 5. Mundhaken des 3. Larvenstadiums. – Maßstriche: 0,1 mm.

3. Morphologie der Entwicklungsstadien von *Istochaeta hemichaeta*

3.1. Ei (Abb. 2)

Ei von hellbrauner Färbung, plankonvex, 0,46–0,52 mm lang. Dorsalseite hartschalig, polygonale Felderung nur bei sehr starker Vergrößerung erkennbar. 8–13 sehr kleine respiratorische Krypten befinden sich in der Nähe der Mikropyle. Ventralseite sehr dünn, fast membranös.

3.2. Larvenstadium 1 (Abb. 3)

Mundhaken mit 6 Zähnchen. Dörchengürtel nur bei starker Vergrößerung erkennbar, im wesentlichen nur im Bereich des 1. Segments und dorsal auf den mittleren und letzten Segmenten vorhanden. Hinterstigmen und Abdomenende ohne Besonderheiten.

3.3. Larvenstadien 2 und 3

Mundhaken des 2. Stadiums siehe Abb. 4, des 3. Stadiums (aus dem Puparium) siehe Abb. 5.

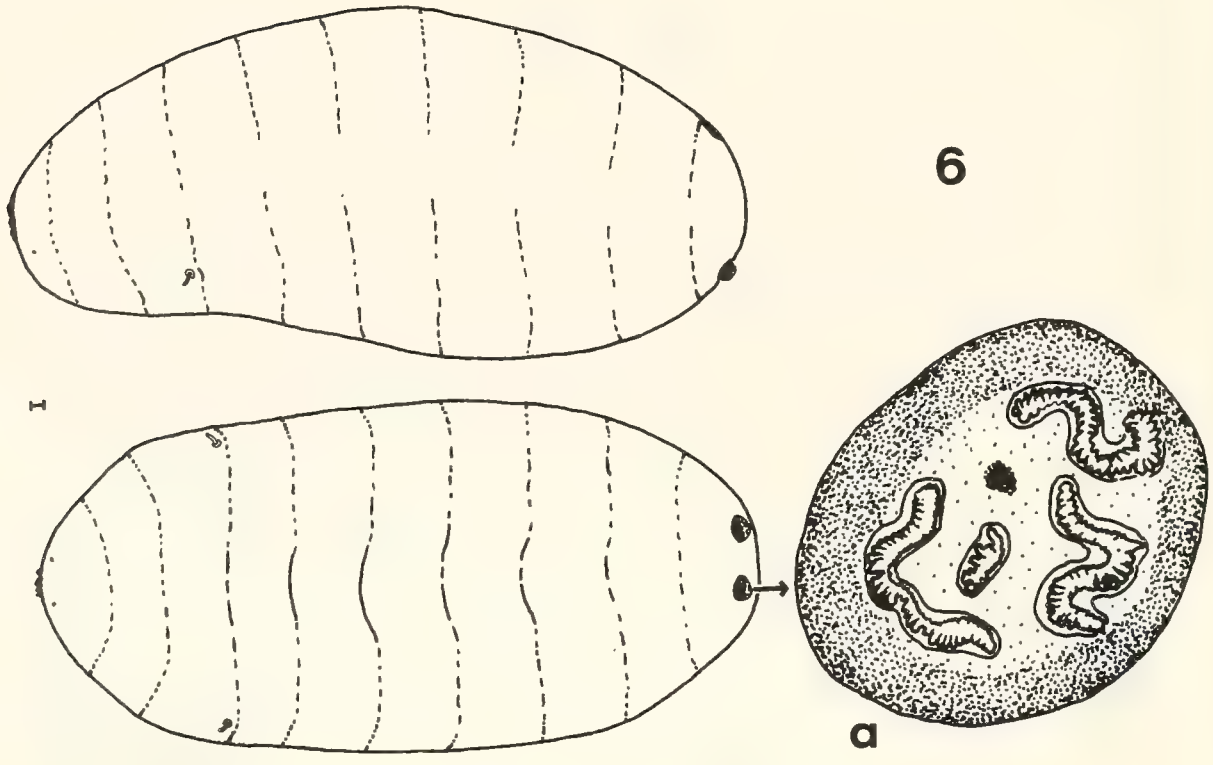


Abb. 6. *Istochaeta hemichaeta.* Puparium, lateral und ventral; *a* = Hinterstigma vergrößert gezeichnet. – Maßstrich: 0,1 mm.

3.4. Puparium (Abb. 6)

Puparium glatt, 5 mm lang, das vordere 1/3 (bis 2/5) eines jeden Segments weist 4 (dorsal) bis 6 (ventral) Reihen sehr feiner Dörnchen auf. Vorderstigmen sehr klein, mit 3 Knospen. Die Stigmenhörnchen treten durch die Wand des Pupariums. Hinterstigmen (Abb. 6a) erhaben, mit 3 gewundenen langen Schlitzen und einem verhältnismäßig geraden kurzen Schlitz. Terminalhöcker nicht entwickelt.

4. Morphologie von ♂ und ♀ Postabdomen

4.1. ♂ Postabdomen

Tergit 6 in 2 Hemitergite geteilt, unbehaart, Segment 7 + 8 schmal. Sternit 6 vom gewöhnlichen asymmetrischen Bau, Verbindung zu Segment 7 rechts schmal membranös. Sternit 5 mit Sensilla trichodea. Cerci (Abb. 7) mit durchgehender Naht, apikal getrennt, an der Spitze innen mit Zähnchen, dorsale Loben der Cerci im Vergleich zu anderen *Istochaeta* nur schwach entwickelt. Surstyli schmal, an der Basis eine kurze Strecke mit dem Epandrium verwachsen. Processus longi normal stabförmig. Hypandrium schwach sockelförmig, Hypandrialarme deutlich getrennt. Prä- und Postgonite wie in Abb. 8, Prägonite behaart, Gelenkfortsatz der Postgonite hinten weitgehend mit den Postgoniten verschmolzen. Intermedium vorn breit. Ejakulatorapodem 0,3mal so breit wie das Epandrium, Fortsatz normal stabförmig. Aedeagus (Abb. 8): Basiphallus ohne basale Fortsätze, Epiphallus kräftig entwickelt, dorsomedian ansetzend; lateroventrale Loben des Distiphallus stark entwickelt (wie bei *Meigenia*).

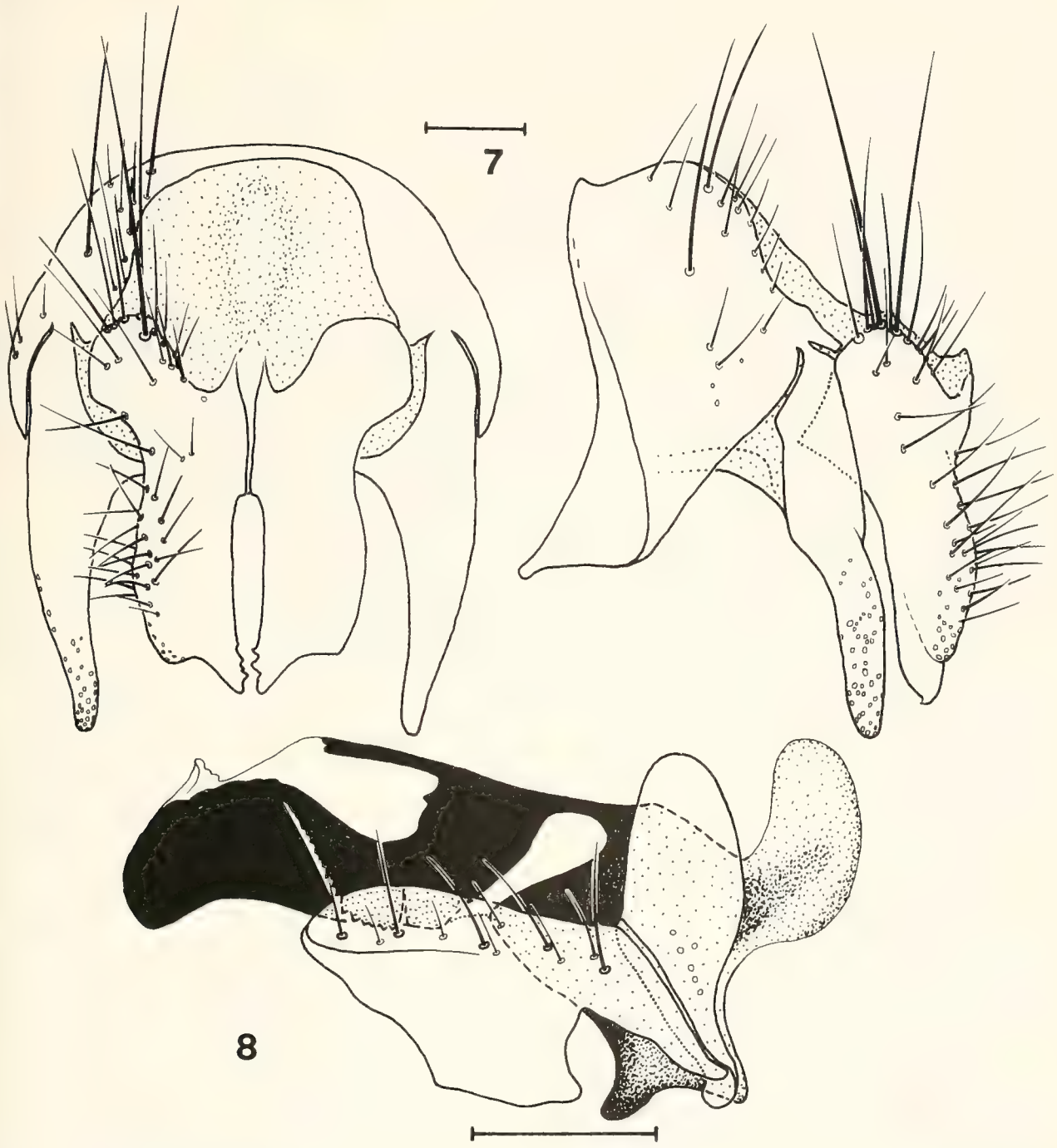


Abb. 7–8. *Istochaeta hemichaeta,* Teile des männlichen Postabdomes. – 7. Epandrium, Cerci und Surstyli, caudal und lateral; – 8. Gonite und Aedeagus. – Maßstriche: 0,1 mm.

4.2. ♀ Postabdomen (Abb. 9)

Tergit 6 in 2 Hemitergite geteilt. Sternit 6 (Abb. 9a) 1,3mal so lang wie breit, meist hinten etwas nach oben gebogen, in den hinteren 2/3 behaart. Sternit 7 flach, abgestutzt, der sklerotisierte Bereich gleichmäßig und fein behaart. Sternit 8 nicht differenziert.

5. Synonymie

Borisova-Zinov'eva (1964) erwähnt *I. hemichaeta* nicht. Ein Vergleich der Abbildungen des ♂ und ♀ Postabdomens mit denen von *Istochaeta (Urophyllina)*

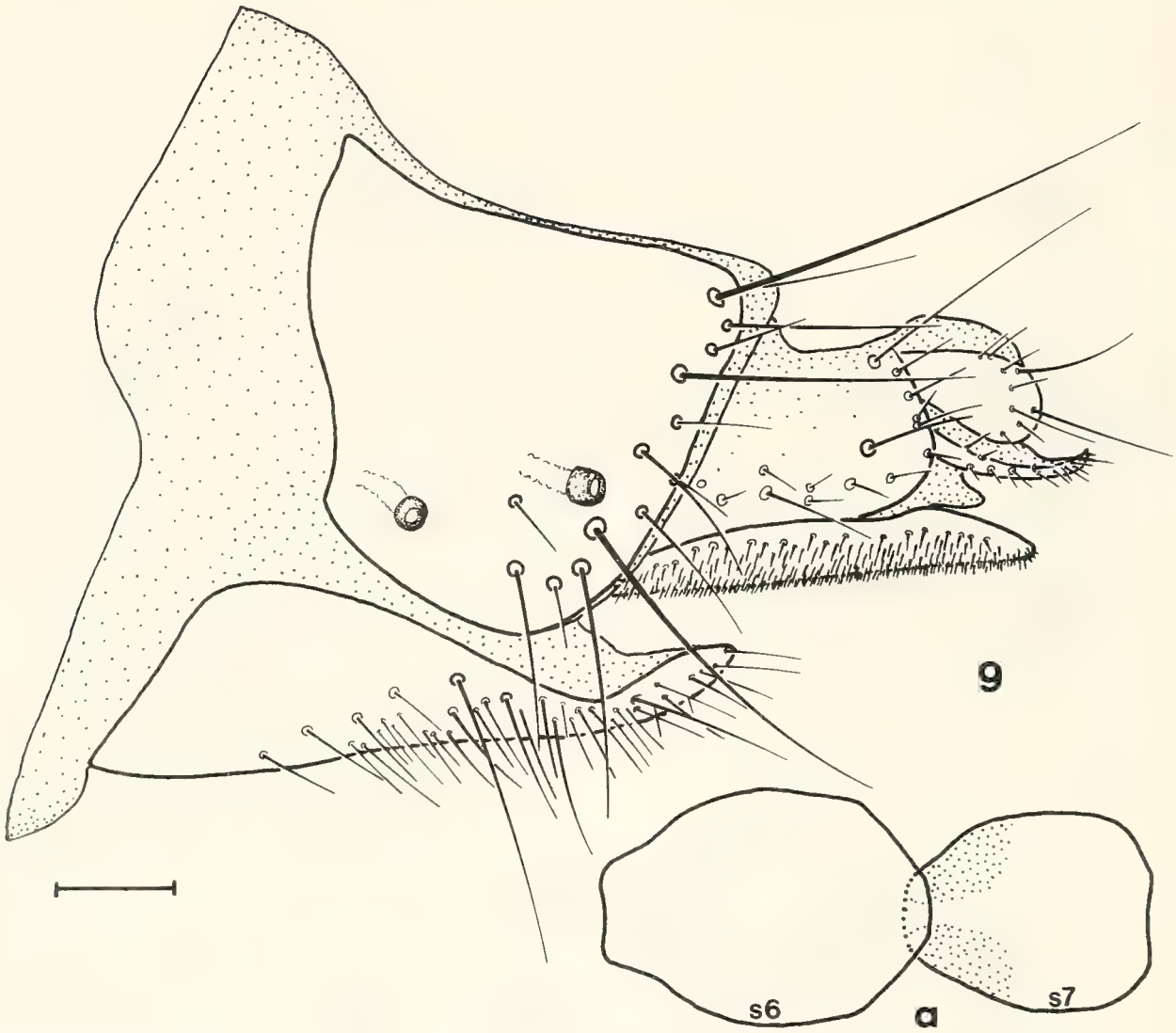


Abb. 9. *Istochaeta hemichaeta*, weibliches Postabdomen, lateral; *a* = Konturen von Sternit 6 und Sternit 7, ventral. – Maßstrich: 0,1 mm.

steinbergi Borisova 1964 aus dem fernen Osten der Sowjetunion zeigt, daß es sich offenbar um dieselbe Art handelt. Auch die äußeren, von Borisova-Zinov'eva angegebenen Merkmale treffen im wesentlichen auf *I. hemichaeta* zu. Alle untersuchten ♀♀ von *I. hemichaeta* besitzen jedoch (wie die ♂♂) nur eine ad auf den Mitteltibien. Hinsichtlich der Kopfproportionen muß berücksichtigt werden, daß Borisova-Zinov'eva nur je 1 ♂ und 1 ♀ zur Verfügung hatte. Bei *I. hemichaeta* (je 6 ♂♂ und 6 ♀♀ gemessen) liegt die Stirnbreite zwischen 1,31–1,47 (♂) beziehungsweise 1,57–1,82 (♀) eines Auges von oben gesehen; die Wangen (reale Breite auf halber Höhe) sind 1,25–1,84mal (♂) beziehungsweise 1,56–2,25mal (♀) so breit wie das 3. Fühlerglied. Die divergierenden Apikalborsten des Scutellums sind in der Regel 0,33–0,66mal (♂) beziehungsweise 0,20–0,33mal (♀) so lang wie die Subapikalen. Sie können manchmal jedoch auch ganz fehlen. *Istochaeta steinbergi* Borisova 1964 ist demnach ein jüngeres Synonym von *I. hemichaeta* Brauer & Bergenstamm 1889.

Borisova-Zinov'eva erhielt ihre *I. steinbergi* aus Exemplaren von *Maladera orientalis* Motsch., die zwischen dem 27. und 30. Mai gesammelt wurden. Die Eiablage erfolgt auf die Elytren, das Puparium überwintert.

6. Literatur

BORISOVA-ZINOV'EVA, K. B. (1964): Parasites of imagines of Lamellicorn beetles – tachinids of the genus *Urophyllina* Villeneuve and of allied genera (Diptera, Larvaevoridae) in the fauna of the Far East. – Ent. Obozr. **43**: 768–788; Moskau. [russisch]

BRAUER, F. & J. E. BERGENSTAMM (1889): Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria schizometopa (exclusive Anthomyidae). Pars I. – Denkschr. Akad. Wiss., Wien **56**: 69–180; Wien.

HERTING, B. (1973): Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae) aus Oberösterreich in der Sammlung des Oberösterreichischen Landesmuseums zu Linz. – Naturk. Jb. Stadt Linz **1973**: 91–121; Linz.

HORION, A. (1958): Faunistik der mitteleuropäischen Käfer VI, 343 S.; Überlingen.

KARCZEWSKI, J. (1979): Tachinid flies (Diptera, Tachinidae) of the Jedrzejow District. – Memorab. zool. **31**: 3–28; Warschau.

PHILIPPI, G. (1971): Sandfluren, Steppenrasen und Saumgesellschaften der Schwetzinger Hardt (nordbadische Rheinebene) unter besonderer Berücksichtigung der Naturschutzgebiete bei Sandhausen. – Veröff. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **39**: 67–130; Ludwigsburg.

RIEDEL, M. P. (1934): Die bei Frankfurt (Oder) vorkommenden Arten der Dipteren-Familie Tachinidae (einschl. Sarcophagidae). – Dt. ent. Z. **1934**: 252–272; Berlin.

STEIN, P. (1924): Die verbreitetsten Tachiniden Mitteleuropas nach ihren Gattungen und Arten. – Arch. Naturgesch. (A) **90**: 1–271; Berlin.

STROBL, G. (1901): TIEF's dipterologischer Nachlass aus Kärnten und Oesterr.-Schlesien. – Jb. Mus. Kärnten **26**: 171–246; Klagenfurt.

Anschrift des Verfassers:

Dr. HANS-PETER TSCHORSNIG, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 413	30 S.	Stuttgart, 15. 4. 1988

Vergleichend-anatomische Untersuchung der abdominalen Muskulatur einiger Phasmida-Imagines (Insecta)

Comparative Anatomical Study of the Abdominal Musculature in some Phasmida-Imagines (Insecta)

Von Christoph Saure, Stuttgart

Mit 22 Abbildungen und 2 Tabellen

SMITHSONIAN JAN 12 1989 LIBRARIES

Summary

(1.) The musculature of the abdominal segments IV and V is described in five species of the order Phasmida and compared with the situation in two other species of the same order.

(2.) The division of the dorsoventral musculature into single, isolated fibres and the caudally directed migration of the origin of the (dorsal and ventral) longitudinal musculature are derived characters. These characters are correlated with the elongation of the segments and with weight reduction (chapter 4.8.).

(3.) The dorsal longitudinal musculature of the species examined is clearly devided into a lateral and a median fibre-bundle. In the ventral longitudinal musculature this division is much less distinct (4.1.).

(4.) Usually the longitudinal musculature is double-layered. However, in *Aplopus cytherea* Westwood the sternal longitudinal musculature and in *Eurycantha calcarata* Lucas the sternal as well as the tergal longitudinal musculature consists partly of three layers (4.1.).

(5.) *Eurycantha calcarata* has an additional tergal longitudinal muscle (D7) (4.1.).

(6.) Usually the dorsoventral musculature is three-layered. Only in *Heteropteryx dilatata* Gray four layers of muscle-fibres are present (4.2.–4.4.).

(7.) The inner tergo-sternal musculature consists of three muscles or muscle-fibre bundles: iL1, iL2, iL3. iL1 is missing in *Eurycantha calcarata* and *Diapheromera femorata* Say whereas iL3 is missing in *Diapheromera femorata* and *Heteropteryx dilatata* (4.2.).

(8.) iL3 is orientated segmentally in *Eurycantha calcarata* (4.2.).

(9.) The outer tergo-sternal musculature consists of three muscles or muscle-fibre bundles: eL1, eL2, eL3. This arrangement has yet to be verified for *Megacrania tsudai* Shiraki and *Diapheromera femorata* (4.3.).

(10.) Usually the tergo-pleural musculature consists of a single layer and is not differentiated. But in *Heteropteryx dilatata* two layers are found and in *Carausius morosus* Brunner it is differentiated into two parts (4.4.).

(11.) The pleuro-sternal musculature is present in *Carausius morosus*, *Aplopus cytherea*, and *Extatosoma tiaratum* (McLeay). In all other species examined it is totally reduced (4.5.).

(12.) The spircacle-occlusor muscle is always present (4.6.).

(13.) The dorsal transversal musculature is present in all examined species. Since Ford (1923) does not mention this muscle in *Diapheromera femorata*, a re-investigation will be necessary (4.7.).

Zusammenfassung

1. Die Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments wurde bei fünf Arten der Ordnung Phasmida untersucht und mit den Befunden bei zwei weiteren Arten dieser Ordnung verglichen.

2. Die Aufteilung der Dorsoventralmuskulatur in einzelne, isolierte Fasern und die Verschiebung des Ursprungs der (dorsalen und ventralen) Längsmuskulatur nach caudal sind abgeleitete Merkmalszustände, die mit der Segmentverlängerung und der Gewichtsverminderung zusammenhängen (4.8.).

3. Die dorsale Längsmuskulatur ist bei den untersuchten Arten deutlich in ein laterales und ein medianes Muskelfaserbündel geteilt. Diese Gliederung ist bei der ventralen Längsmuskulatur wesentlich undeutlicher (4.1.).

4. Die Längsmuskulatur ist in der Regel zweischichtig. Bei *Aplopus cytherea* Westwood ist die sternale Längsmuskulatur, bei *Eurycantha calcarata* Lucas die sternale und die tergale Längsmuskulatur zum Teil dreischichtig (4.1.).

5. Bei *Eurycantha calcarata* tritt ein zusätzlicher tergaler Längsmuskel auf (D7) (4.1.).

6. Die Dorsoventralmuskulatur ist in der Regel dreischichtig. Nur bei *Heteropteryx dilatata* Gray sind vier Muskelfaserschichten vorhanden (4.2.–4.4.).

7. Die innere Tergo-sternal-Muskulatur besteht aus drei Muskeln oder Muskelfaserbündel: iL1, iL2, iL3. iL1 fehlt bei *Eurycantha calcarata* und *Diapheromera femorata* Say. iL3 fehlt bei *Diapheromera femorata* und *Heteropteryx dilatata* (4.2.).

8. iL3 ist bei *Eurycantha calcarata* segmental angeordnet (4.2.).

9. Die äußere Tergo-sternal-Muskulatur setzt sich aus drei Muskeln oder Muskelfaserbündel zusammen: eL1, eL2, eL3. Diese Gliederung muß für *Megacrania tsudai* Shiraki und *Diapheromera femorata* neu überprüft werden (4.3.).

10. Die Tergo-pleural-Muskulatur ist in der Regel einschichtig und undifferenziert. Nur bei *Heteropteryx dilatata* ist sie zweischichtig und bei *Carausius morosus* Brunner in zwei Teile differenziert (4.4.).

11. Die Pleuro-sternal-Muskulatur ist bei *Carausius morosus, Aplopus cytherea* und *Extatosoma tiaratum* (McLeay) vorhanden. Bei den anderen untersuchten Arten ist sie vollständig reduziert (4.5.).

12. Der Stigmenschließmuskel ist immer vorhanden (4.6.).

13. Die dorsale Transversalmuskulatur ist bei den untersuchten Arten vorhanden. Ford (1923) erwähnt diesen Muskel bei *Diapheromera femorata* nicht. Hier ist eine Überprüfung notwendig (4.7.).

Inhalt

1. Einleitung . . . 3
   1.1. Historisches und Allgemeines . . . 3
   1.2. Fragestellungen . . . 3
2. Material, Methoden und Abkürzungen . . . 6
   2.1. Untersuchte Taxa . . . 6
   2.2. Fixierung und Präparation . . . 6
   2.3. Abkürzungsverzeichnis . . . 7
3. Ergebnisse . . . 7
   3.1. Allgemeines . . . 7
   3.2. *Carausius morosus* . . . 8
   3.3. *Extatosoma tiaratum* . . . 12
   3.4. *Aplopus cytherea* . . . 14
   3.5. *Eurycantha calcarata* . . . 17
   3.6. *Heteropteryx dilatata* . . . 19
4. Diskussion . . . 22
   4.1. Tergale und sternale Längsmuskulatur . . . 25
   4.2. Innere tergo-sternale Muskulatur . . . 26
   4.3. Äußere tergo-sternale Muskulatur . . . 26
   4.4. Tergo-pleurale Muskulatur . . . 27
   4.5. Pleuro-sternale Muskulatur . . . 27
   4.6. Stigmenmuskulatur . . . 27
   4.7. Transversale Muskulatur . . . 28
   4.8. Abdominalmuskulatur: Phylogenetische Interpretation und funktionelle Bedeutung . . . 28
5. Literatur . . . 29

1. Einleitung

1.1. Historisches und Allgemeines

Die Größe, die bizarre Gestalt und die ungewöhnliche Lebensweise der Stab- und Gespenstheuschrecken (Phasmida) erregten schon früh das Interesse der Naturforscher. LINNÉ war einer der ersten, der sich mit dieser Insektengruppe beschäftigte. 1758 ordnete er in seinem Werk ‚Systema naturae' die Phasmiden in die Gattung *Gryllus* ein. Später (LINNÉ 1788–1793) trennte er aus dieser Gattung die Phasmiden und die Mantiden ab und vereinigte sie unter dem Gattungsnamen *Mantis*. STOLL (1787) schlug vor, Phasmiden und Mantiden zu trennen, aber erst seit LEACH (1815) werden die Phasmiden als eigenständiges Taxon geführt.

Noch heute ist die Stellung der Phasmiden im System unklar. HENNIG (1969), MAKI (1935) und BEIER (1957) stellen die Phasmiden zu den orthopteroiden, ROSS (1965) und FORD (1923) zu den blattopteroiden Insekten. BLACKITH & BLACKITH (1968) stellen sie in die Verwandtschaft der Dermaptera und nach RÄHLE (1970) sind die Phasmida die Schwestergruppe der Embioptera. RAGGE (1955) bezeichnet sie schließlich als sehr isolierte Gruppe innerhalb der Polyneoptera.

Um die Systematik innerhalb der Ordnung bemühten sich im letzten Jahrhundert vor allem GRAY (1835), WESTWOOD (1859) und STÅL (1875). Die Monographie der Ordnung von BRUNNER VON WATTENWYL & REDTENBACHER (1908) gilt heute noch als Standardwerk. Wichtige Beiträge zur Taxonomie lieferten in diesem Jahrhundert beispielsweise KARNY (1923), CHOPARD (1949), GÜNTHER (1953), BRADLEY & GALIL (1977) und KEVAN (1982).

Vertreter der Ordnung Phasmida findet man in allen wärmeren Zonen der Erde, vorwiegend jedoch in den Tropen. Der bevorzugte Lebensraum der meisten Arten ist die Strauch- und Baumregion. Aber es gibt auch eine Anzahl von Bodenbewohnern, die unter Steinen oder in Baumstümpfen eine versteckte Lebensweise führen, wie die Art *Eurycantha calcarata* (BEDFORD 1976). Aber auch die arboricolen Arten sind durch eine hervorragende Tarnung in der Umgebung kaum wahrnehmbar. Durch eine zweig- oder blattähnliche Gesamtkörperform oder zumindest Extremitätenform verschwinden sie vor dem Hintergrund. Beispiele für diese Mimesen geben die Abbildungen 3 und 4.

Das Tarnverhalten wird durch einen Starrezustand, der Katalepsie, verbessert. Dabei verharren die Tiere in Bewegungslosigkeit und strecken die Extremitäten meist in Körperlängsrichtung aus. Dieser kataleptische Zustand wird von einigen Arten (zum Beispiel *Carausius morosus*) nur zur Nahrungsaufnahme, die in der Regel nachts erfolgt, unterbrochen.

Einige Phasmiden-Spezies erreichen eine Gesamtkörperlänge von über 30 cm und sind damit die größten rezenten Insekten. Gerade bei dieser gewaltigen Körpergröße sind Katalepsie und Mimese notwendige Schutzmechanismen vor den natürlichen Feinden, das sind vor allem Vögel, Eidechsen und Spinnen. Nur das este Larvenstadium ist oft agil, da es der Verbreitung der Art dient.

1.2. Fragestellungen

Die weitaus meisten muskelanatomischen Untersuchungen bei paurometabolen Insekten behandeln die Kopf- und Thoraxmuskulatur (VOSS 1905, 1912; WALKER 1933; STRENGER 1942; CARBONELL 1947; HENSON 1952; RÄHLE 1970). Diese scheint für phy-

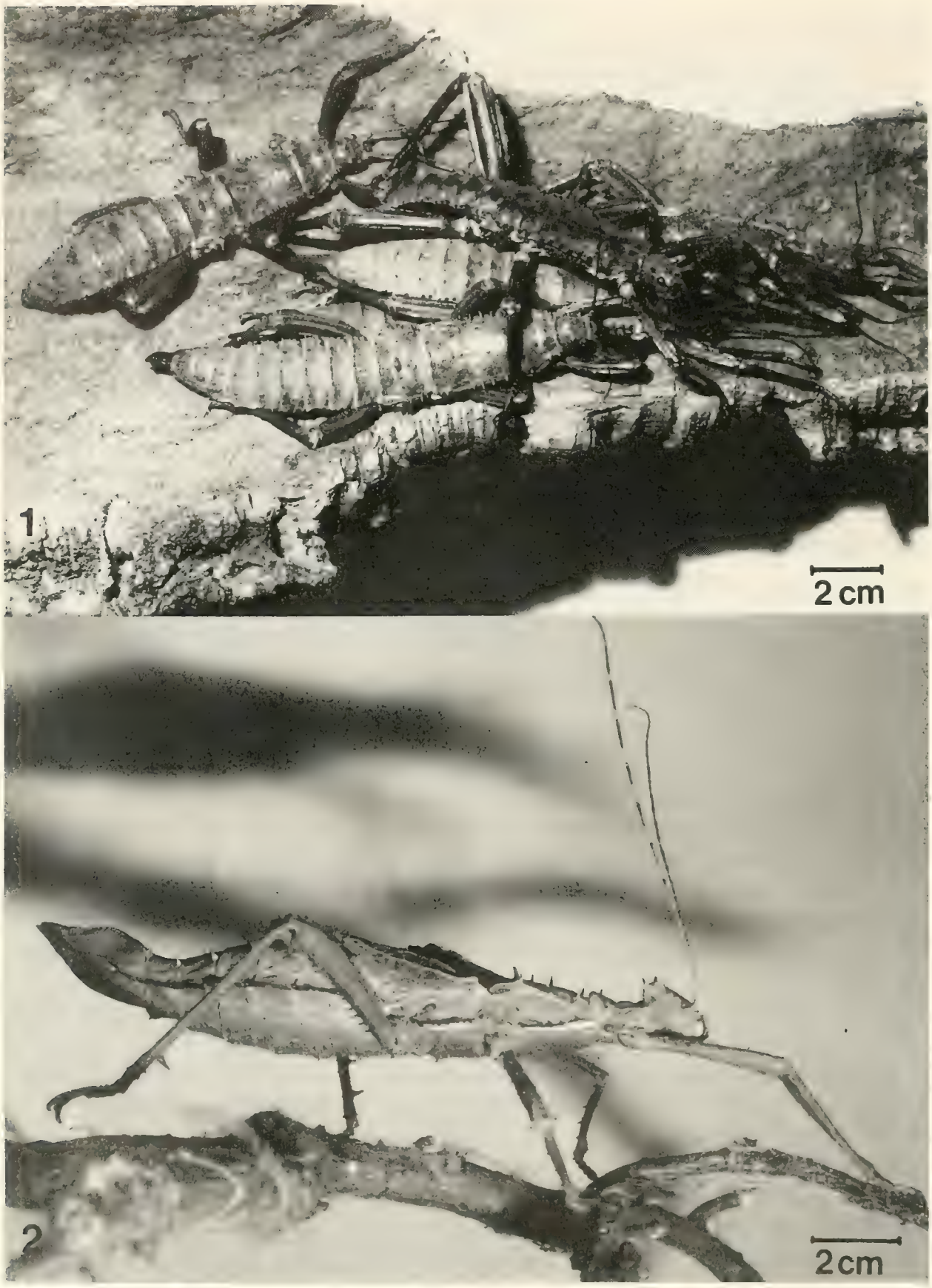


Abb. 1–2. Habitus. – 1. *Eurycantha calcarata* (Gespenstheuschrecke aus Neu Guinea) führt eine bodenbezogene Lebensweise. Zu sehen ist ein Versteck unter Rinde, wo sich die Tiere tagsüber aufhalten. – 2. *Heteropteryx dilatata* (♀) aus Malaysia.

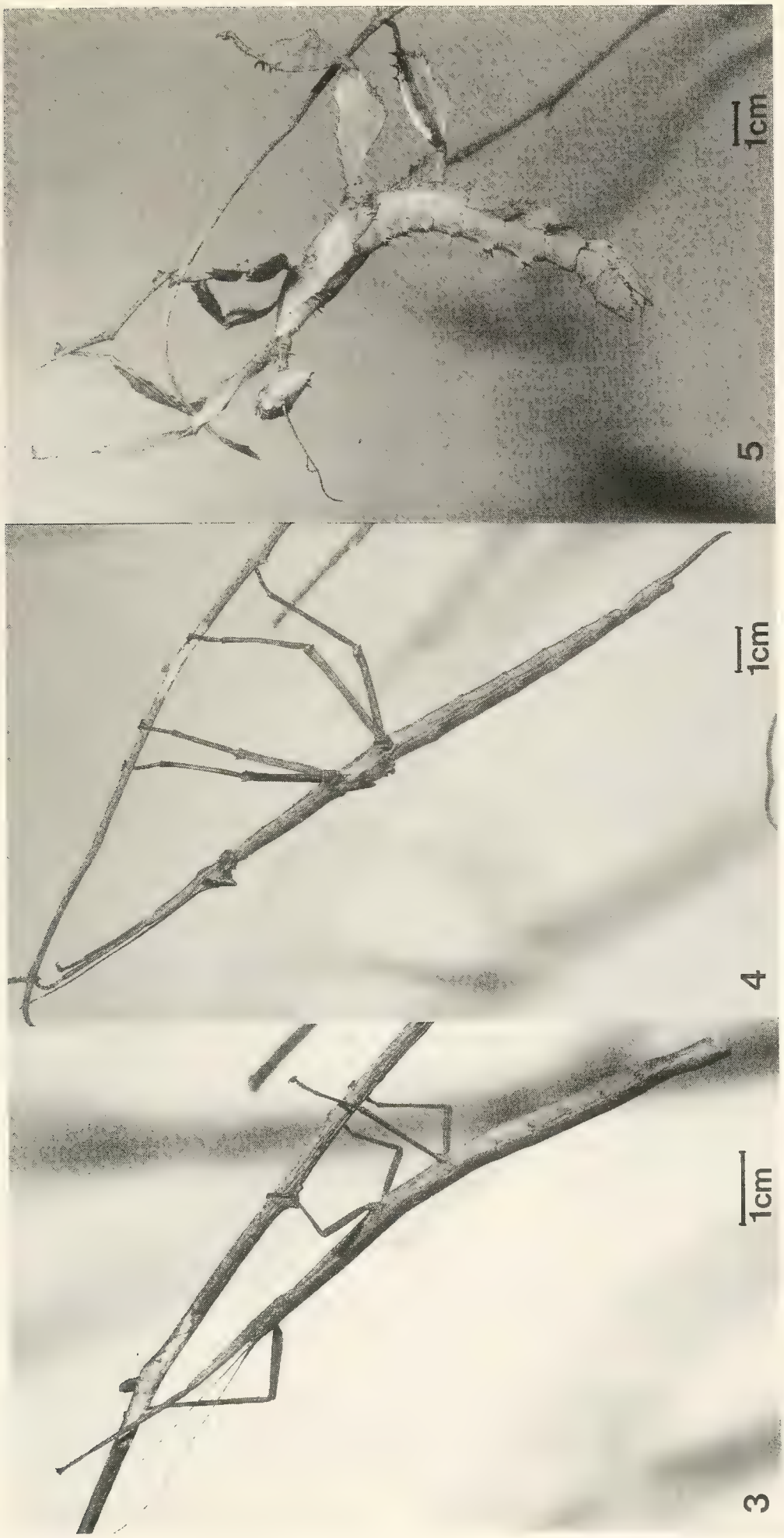


Abb. 3–5. Habitus. – 3. *Carausius morosus* (♀) (Indische Stabheuschrecke). – 4. *Aplopus cytherea* (♀) aus der Dominikanischen Republik. – 5. *Extatosoma tiaratum* (♀) (australische Gespenstheuschrecke) mit bizarr geformten Extremitäten.

logenetische und funktionsmorphologische Fragestellungen aussagekräftiger zu sein als die Abdominalmuskulatur. FORD (1923) aber gibt an, daß Unterschiede in der Abdominalmuskulatur bei Vertretern der Polyneoptera durchaus Verwandtschaftsverhältnisse anzeigen können.

Es gibt vergleichsweise wenige Arbeiten, die sich mit der Muskulatur des Hinterleibs bei Insekten im allgemeinen und bei Phasmiden im speziellen auseinandersetzen. Im folgenden wird deshalb die Abdominalmuskulatur von fünf Phasmidenarten vergleichend untersucht und beschrieben. Die eigenen Beobachtungen werden mit den Angaben von JEZIORSKI (1918), FORD (1923), MAKI (1935) und MARQUARDT (1940) verglichen. Weiterhin wird versucht, die Unterschiede in der Muskelausstattung des Hinterleibs funktionell zu interpretieren und mit der Ökologie der jeweiligen Art in Beziehung zu setzen.

Die Arbeit wurde mit der finanziellen Unterstützung des SFB 230 „Natürliche Konstruktionen – Leichtbau in Architektur und Natur" durchgeführt. Herrn Prof. W.-E. REIF (Tübingen) und der Tübinger Arbeitsgruppe „Biomechanik" danke ich herzlich für die Betreuung der Arbeit. Für die Überlassung von Versuchstieren bedanke ich mich bei Herrn VOLLAND und Herrn RECKHAUS vom Insektarium des Zoologischen Gartens „Wilhelma" in Stuttgart.

2. Material, Methoden und Abkürzungen

2.1. Untersuchte Taxa (Systematik nach BRADLEY & GALIL 1977)

Familie: Heteronemiidae
- Unterfamilie: Lonchodinae
  - *Carausius morosus* Brunner
- Unterfamilie: Heteronemiinae
  - *Diapheromera femorata* Say

Familie: Phasmatidae
- Unterfamilie: Cladomorphinae
  - *Aplopus cytherea* Westwood[1)]
- Unterfamilie: Eurycanthinae
  - *Eurycantha calcarata* Lucas
- Unterfamilie: Tropidoderinae
  - *Extatosoma tiaratum* (McLeay)
- Unterfamilie: Platycraninae
  - *Megacrania tsudai* Shiraki

Familie: Bacillidae
- Unterfamilie: Heteropteryginae
  - *Heteropteryx dilatata* Gray.

2.2. Fixierung und Präparation

Die muskelanatomischen Untersuchungen wurden an den Arten *Carausius morosus, Aplopus cytherea, Extatosoma tiaratum, Eurycantha calcarata* und *Heteropteryx dilatata* durchgeführt (Abb. 1–5). Die Versuchstiere stammten zum Teil aus eigener Zucht und zum Teil aus dem Zoologischen Garten „Wilhelma" in Stuttgart.

Die Fixierung erfolgte mit BOUIN nach DUBOSQ-BRASIL über Nacht im Wärmeschrank bei 40°C. Die Präparation erfolgte unter einer Stereolupe. Dabei wurde das Abdomen abgetrennt, durch einen Sagittalschnitt zweigeteilt und die rechte Hälfte von Darmtrakt, Tracheen, Fettkör-

---

1) Entspricht *Aplopus cythereus* Westwood bei BRUNNER VON WATTENWYL & REDTENBACHER (1908).

per befreit. Das Freipräparieren der Lateralmuskulatur bereitete Schwierigkeiten, da diese Muskulatur aus mehreren Schichten isolierter Muskelfasern besteht, die in ein gut ausgebildetes Fettkörpergewebe eingebettet sind. Muskelanatomisch untersucht wurden die mittleren Abdominalsegmente IV und V.

In einigen Fällen erfolgte eine Färbung nach GEISTHARDT. Dabei wurden die Objekte 24 Stunden mit 1%iger Phosphorwolframsäure gebeizt und anschließend 24 Stunden mit Anilinblau-Orange-Lösung gefärbt.

2.3. Verzeichnis der Abkürzungen

D	tergale Längsmuskulatur
dT	tergale Transversalmuskulatur
e	extern
eL	äußere Tergo-sternal-Muskulatur
eL t-p	äußere Tergo-pleural-Muskulatur
i	intern
iL	innere Tergo-sternal-Muskulatur
iL t-p	innere Tergo-pleural-Muskulatur
L p-st	Pleuro-sternal-Muskulatur
L t-p	Tergo-pleural-Muskulatur
M	Medianlinie
Plm	Pleuralmembran
RS	cranialer Rand des Sternits VI
RT	cranialer Rand des Tergits VI
Sg	Segmentgrenze
Sp	Stigmenmuskulatur
St	Sternum
Te	Tergum
V	sternale Längsmuskulatur.

3. Ergebnisse

3.1. Allgemeines

Nicht alle Segmente des Abdomens besitzen dieselbe Muskelausstattung. Das erste Abdominalsegment, das Segmentum medianum, ist mit dem Metathorax fest verschmolzen und gehört funktionell zum Thorax. Diese morphologische Besonderheit der Phasmiden wirkt sich auch auf die Muskulatur aus, die in diesem Segment von der Muskulatur der „typischen" mittleren Abdominalsegmente abweicht. Auch die letzten Abdominalsegmente variieren in der Muskelausstattung. Das liegt vor allem an dem Auftreten von zusätzlichen Muskeln, die zur Bewegung des Genitalapparates und der Cerci dienen.

Die vorliegenden anatomischen Untersuchungen wurden jeweils am vierten und fünften Abdominalsegment durchgeführt. Die Muskulatur dieser Segmente ist identisch. Das gilt auch für die benachbarten mittleren Segmente III und VI.

Die Benennung der Muskulatur erfolgt mit geringen Veränderungen nach MARQUARDT (1940), der sich selbst vorwiegend auf die Nomenklatur von SNODGRASS (1931) stützt. Die Stammuskulatur wird nach ihrer Topographie in Muskelgruppen eingeteilt, die nach MARQUARDT (1940) mit einem Großbuchstaben gekennzeichnet werden. Nur der Stigmenmuskel erhält die Bezeichnung „Sp" (Spiraculum).

Die Muskeln werden durch ihren Verlauf vom Ursprung (Origo) bis zur Ansatzstelle (Insertio) charakterisiert. In der Benennung wird der Muskelverlauf in Kleinbuchstaben an die Muskelgruppe angehängt. Nur bei der Bezeichnung der tergo-ster-

nalen Längsmuskulatur wurde aufgrund einer übersichtlicheren Darstellung auf die Angabe des Muskelverlaufs verzichtet. Zusätzliche Angaben zum Muskel werden der Bezeichnung in Kleinbuchstaben vorangestellt oder als Ziffern angehängt.

In den Muskelbeschreibungen werden häufig Lagebezeichnungen wie „unter", „über", „verdeckt", „extern" und „intern" verwendet. Diese Angaben beziehen sich immer auf die Betrachtung der Muskulatur von der Sagittalebene aus. Alle beschriebenen Muskeln sind paarig angelegt, sie sind jeweils in beiden Segmenthälften vorhanden. Die Begriffe „segmental" und „intersegmental" werden im folgenden rein topographisch verstanden und nicht phylogenetisch interpretiert.

3.2. *Carausius morosus*

(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 6)

3.2.1. Skelet

Das Abdominalsegment besteht aus einem dorsalen Tergum mit deutlich ausgebildeter Antecosta. Über eine gefaltete Pleuralmembran ist das Tergum mit dem ventralen Sternum verbunden. Die Grenzlinien zwischen Tergum, Membran und Sternum sind nur undeutlich sichtbar. Die Teilung des Sternums in ein Eusternit und ein Laterosternit, sowie die Teilung der Pleuralregion in ein Epipleurit und ein Hypopleurit, die Ford (1923) für ein generalisiertes Abdominalsegment bei Polyneoptera angibt, ist nicht zu erkennen.

Das Stigma ist die einzige sklerotisierte Struktur in der weichhäutigen Pleuralmembran. Es liegt cranialwärts am tergalen Rand der Pleuralmembran.

3.2.2. Muskulatur

3.2.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt und tergal sowie sternal zweischichtig. Die tergalen Längsmuskeln entspringen auf der ventralen (D 1–D 4) und auf der caudolateralen Fläche des Tergums (D 5, D 6) und inserieren an der Antecosta des folgenden Tergums. Die sternalen Längsmuskeln entspringen, wenn nicht anders angegeben, auf der dorsalen Fläche des Sternums und inserieren am Vorderrand des folgenden Sternums (V 1, V 2). Bis auf den Muskel iL3 ist die gesamte Lateralmuskulatur segmental angelegt.

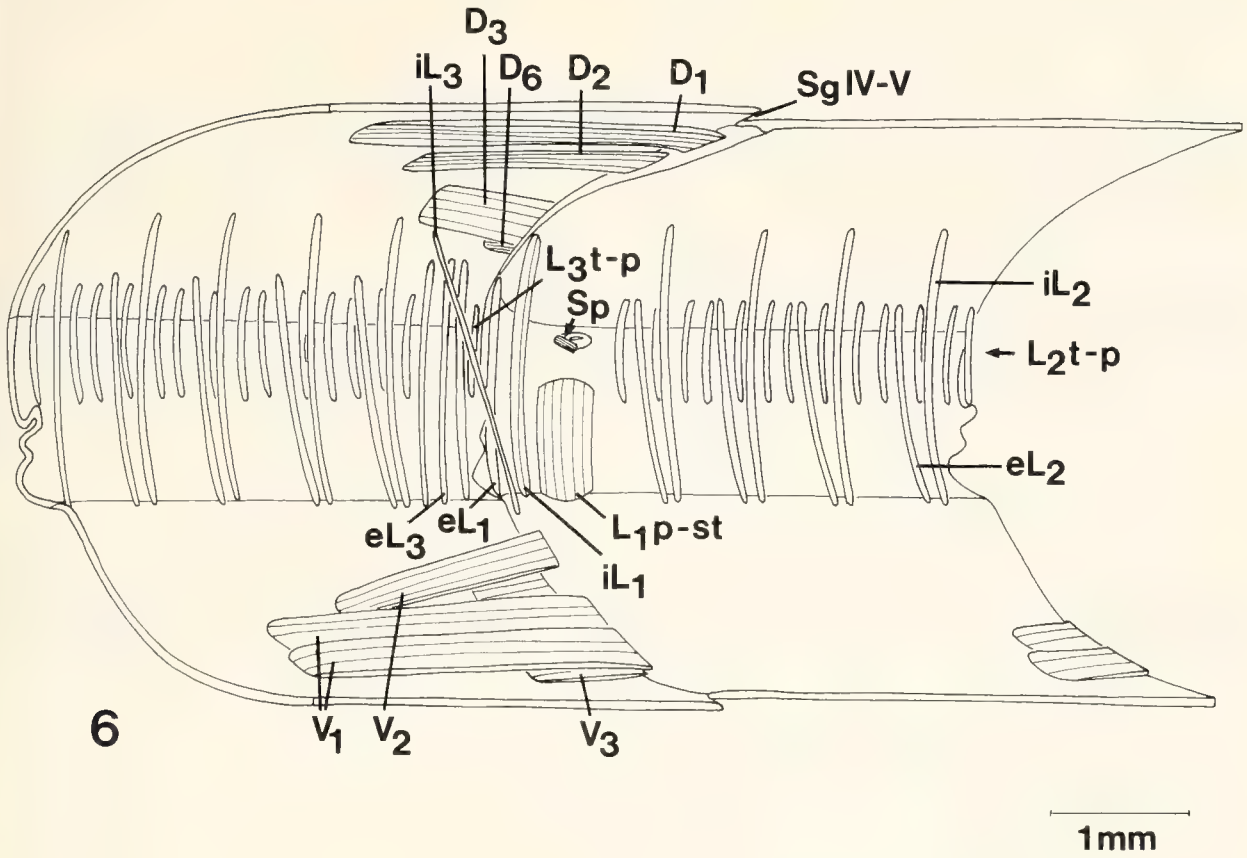
3.2.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 7)

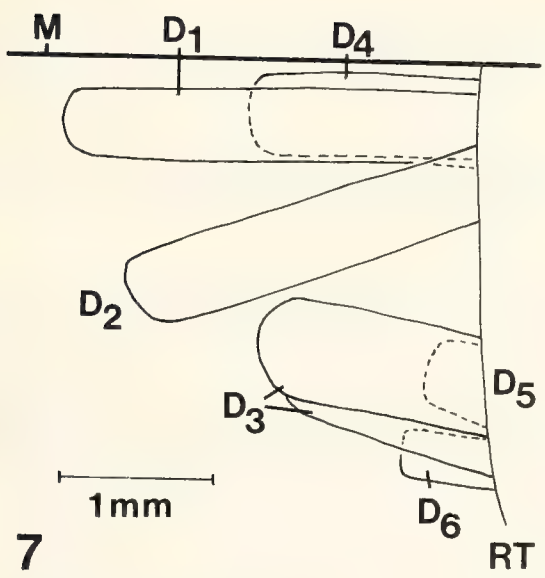
D 1 (Syn. dlm2 Jeziorski 1918; D 2 Marquardt 1940)
ist ein medianer, interner Muskel, der parallel zur Medianlinie orientiert ist. Er durchspannt etwa ein Drittel des Segments.

D 2 (Syn. dlm3 Jeziorski; D 3 Marquardt)
Dieses interne, schräg orientierte Muskelband ist wenig kürzer als D 1. Es entspringt lateral von D 1 und inseriert neben der Insertio von D 1, wobei die äußere Ecke von D 1 verdeckt wird.

D 3 (Syn. dlm4 Jeziorski; D 4 Marquardt)
ist ein interner, undeutlich zweigeteilter Muskel, dessen Ursprung nahe bei D 2 liegt und der lateralwärts zum craniolateralen Rand des folgenden Tergums zieht. Der Muskel verbreitert sich leicht in Richtung Insertio.

D 4 (Syn. dlm1 Jeziorski; D 1 Marquardt)
ist ein externer Muskel, der parallel zu D 1 orientiert und von diesem größtenteils verdeckt ist, so daß nur sein medianer Rand sichtbar ist. D 4 besitzt die halbe Länge von D 1.





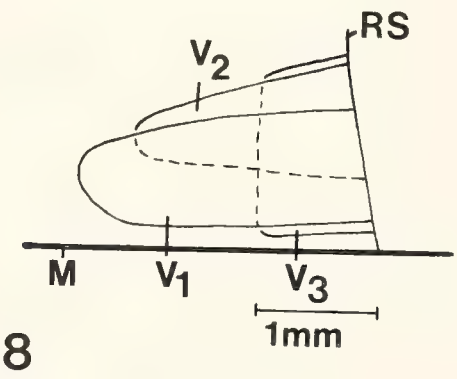


Abb. 6–8. *Carausius morosus* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 6. Sagittalschnitt; beide Segmente sind quergeschnitten, Sicht von median und leicht cranial auf die rechte Körperhälfte. Die L3 t-p-Fasern sind von der L2 t-p-Gruppe abgesetzt. – 7. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, rechte Körperhälfte; Aufsicht von innen. – 8. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, rechte Körperhälfte; Aufsicht von innen. Bemerkenswert die lückenlose Muskelfaserschicht V3. *M* = Medianlinie, weitere Abkürzungen siehe Kapitel 2.3.

D5 (Syn. dlm4a Jeziorski; D4a Marquardt)
Dieses externe, kurze Muskelfaserbündel ist vollständig von D3 verdeckt. D5 ist im gesamten Verlauf deutlich schmaler als D3.

D6 (Syn. dlm5 Jeziorski; D5 Marquardt)
ist ein externer, kurzer Muskel lateral von D5. Die mediane Hälfte ist von D3 verdeckt.

3.2.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 8)

V1 (Marquardt 1940)
(Syn. vlm1 und vlm1a Jeziorski 1918)
Dieses interne, mediane Muskelbündel ist zweigeteilt. Es durchspannt das halbe Sternum und verläuft dabei parallel zur Mittellinie. Die zwei Muskelbänder grenzen direkt aneinander.

V2 (Marquardt 1940)
(Syn. vlm2 Jeziorski)
Ein interner, lateraler Muskel, der schräg orientiert ist. Er entspringt am lateralen Rand von V1 und läuft zum craniolateralen Rand des folgenden Sternums. Abb 8 gibt den Zustand in Segment V (und entsprechend in VI) wieder. V2 verbreitert sich in Richtung Insertio. Seine mediane Hälfte wird von V1 überlagert. Im 4. Segment dagegen verbreitert sich V2 nicht (Abb. 6) und ist auch nicht von V1 überlagert. An der Insertionsstelle ist V2 durch einen breiten Spalt von V1 getrennt.

V3 (Marquardt 1940)
(Syn. vlm3 Jeziorski)
ist eine externe, kurze Muskelfaserschicht, die größtenteils von V1 und V2 verdeckt ist, aber am medianen und lateralen Rand unter den internen Muskelbändern hervorschaut. V3 entspringt nahe dem caudalen Rand des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums.

3.2.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 6 und 9)

iL1 (Syn. dvm1 Jeziorski 1918; iL1 t-st Marquardt 1940)
ist ein internes Muskelband, das nahe der Insertio von D3 auf der Antecosta des Tergums entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums inseriert.

iL2 (Syn. dvm2 Jeziorski; iL2 t-st Marquardt)
Diese interne, in einzelne Fasern aufgelöste Muskelgruppe beginnt caudal von der Stigmenöffnung und reicht bis kurz vor das Segmentende. Die Muskelfasern entspringen auf der dorsalen Fläche des Tergums und inserieren am lateralen Rand des Sternums.

iL3 (Syn. iL3 t-st Marquardt)
Dieses schmale, interne Muskelband ist intersegmental ausgerichtet. Es entspringt lateral vom Ursprung von D3 auf dem Tergum und inseriert in der craniolateralen Ecke des folgenden Sternums.

eL1 (Syn. ldvm1 Jeziorski; eL1 t-st Marquardt)
Ein schmaler Muskel, der am Segmentvorderrand in der craniolateralen Ecke des Tergums entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums inseriert.

eL2 (Syn. ldvm2 Jerziorski; eL2 t-st Marquardt)
Eine Muskelgruppe aus einzelnen Fasern, die mit den iL2-Fasern alternieren. eL2- und iL2-Fasern inserieren nebeneinander am lateralen Rand des Sternums. Der Ursprung der eL2-Fasern liegt am lateralen Rand des Tergums. Die eL2-Gruppe reicht vom Stigma bis zum caudalen Segmentende, wo sie in die eL3-Gruppe übergeht.

eL3 (Syn. eL3 t-st Marquardt)
ist eine kleine Gruppe aus einzelnen Muskelfasern am Hinterende des Segments. Die Fasern stehen enger nebeneinander als die eL2-Fasern. Die eL3-Gruppe entspringt lateral von D3 auf der caudolateralen Fläche des Tergums und inseriert auf dem caudolateralen Rand des Sternums.

3.2.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 6 und 9)

L2 t-p (Marquardt 1940)
(Syn. pm Jeziorski 1918)
ist eine gleichmäßige Schicht aus kurzen Muskelfasern, die von den tergo-sternalen Muskeln verdeckt sind. Die einzelnen Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums etwa auf Höhe der eL2-Fasern und inserieren an der Pleuralfalte. Die schmale Muskelfaserschicht beginnt caudal vom Stigma und geht mit einer kurzen Unterbrechung am caudalen Segmentende in die L3 t-p-Gruppe über.

L3 t-p (Marquardt 1940)
ist die Fortsetzung der L2 t-p-Gruppe am caudalen Segmentende. Der L3 t-p-Muskel, durch einen schmalen Spalt von L2 t-p getrennt, entspringt in der caudolateralen Ecke des Tergums und inseriert am caudalen Ende der Pleuralfalte.

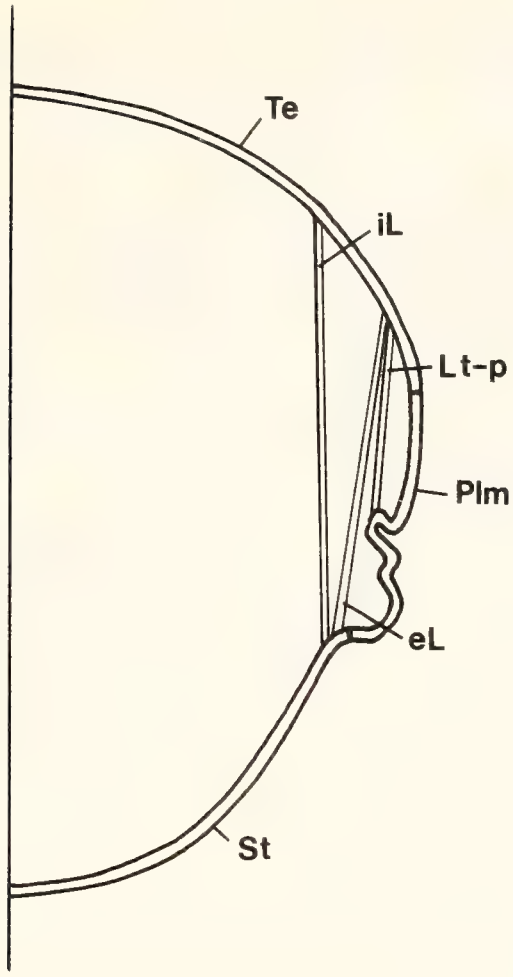


Abb. 9. *Carausius morosus* (♀); Lateralmuskulatur des fünften Abdominalsegments, Querschnitt (verändert nach Jeziorski 1918).

3.2.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur (Abb. 6)

L1 p-st (Marquardt 1940)
(Syn. pstm Jeziorski 1918)
ist ein breites Muskelband, das ventral von der Stigmenöffnung auf der Pleuralwand entspringt und am lateralen Rand des Sternums inseriert.

3.2.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 6)

Sp (Marquardt 1940)
(Syn. stim Jeziorski 1918)
ist ein kleiner Muskel, der cranial auf einem Chitinvorsprung des Stigmenrandes entspringt, schräg über das Stigma zieht und caudolateral auf einem Vorsprung des Stigmenrandes inseriert.

3.2.2.8. Transversalmuskulatur

dT (Marquardt 1940)
Der dorsale Flügelmuskel entspringt an der Antecosta und inseriert am Herzschlauch.

3.3. *Extatosoma tiaratum*
(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 10)

3.3.1. Skelet

Das typische Abdominalsegment besteht aus Tergum, Pleuralmembran und Sternum, wobei die Pleuralregion, als auch das Sternum nicht weiter gegliedert sind. Das Stigma findet man in der dorsocranialen Ecke der Pleuralmembran. Es ist die einzige sklerotisierte Struktur der Pleuralregion.

3.3.2. Muskulatur

3.3.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt und tergal sowie sternal zweischichtig. Die tergale Längsmuskulatur entspringt auf der ventralen Fläche (D1–D4) des Tergums oder nahe dem caudalen Rand des Tergums (D5, D6). Die gesamte D-Gruppe inseriert am Vorderrand des folgenden Tergums. Die sternale Längsmuskulatur entspringt auf der dorsalen Fläche des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums (V1–V3). Die Lateralmuskulatur ist bis auf iL3 segmental angelegt.

3.3.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 11)

D1 Dieser interne, mediane Muskel ist zweigeteilt. Das mediane Faserbündel überlagert den medianen Rand des lateralen Faserbündels. D1 entspringt auf dem cranialen Drittel des Tergums, läuft parallel zur Medianlinie und inseriert am cranialen Rand des folgenden Tergums.

D2 Ein interner Muskel, der lateral von D1 entspringt und schräg zum cranialen Rand des folgenden Tergums zieht, wo er direkt neben D1 ansetzt. D2 konvergiert leicht in caudaler Richtung.

D3 ist ein interner Muskel, der lateral von D2 parallel zur Medianlinie verläuft. Er besitzt die halbe Länge von D1.

D4 Dieser externe Muskel ist vollständig von D1 verdeckt und parallel zu D2 orientiert. Die Länge entspricht der von D3.

D5 ist ein kurzes, externes Muskelfaserbündel, das von D3 verdeckt ist.

D6 Dieser kurze, externe Muskel befindet sich lateral von D5 und ist nur teilweise von D3 verdeckt. D6 entspringt auf der caudolateralen Fläche des Tergums und verbreitert sich zur Insertionsstelle hin, die auf der craniolateralen Kante des folgenden Tergums liegt.

3.3.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 12)

V1 Ein internes, medianes Muskelband, das parallel zur Sagittallinie orientiert ist. V1 entspringt auf dem cranialen Drittel des Sternums und inseriert auf dem cranialen Rand des folgenden Sternums.

V2 Dieses interne Muskelband verläuft auf der Lateralseite von V1 parallel zu diesem. V2 ist etwas kürzer als V1.

V3 ist ein externer, schmaler Muskel, der größtenteils von V1 verdeckt ist. Sein Ursprung ist am medianen Rand von V1 auf der dorsalen Fläche des Sternums frei sichtbar. Von dort zieht der Muskel schräg caudolateral zum cranialen Rand des folgenden Sternums.

3.3.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 10)

iL1 ist ein schmales, internes Muskelband, das auf der ventralen Fläche des Tergums am cranialen Rand entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums inseriert.

iL2 Eine interne Muskelgruppe aus einzelnen schwachen Fasern, die von der Stigmenöffnung fast bis zum Segmenthinterende reichen. Die Muskelfasern entspringen auf der ventralen Fläche des Tergums und setzen am lateralen Rand des Sternums an.

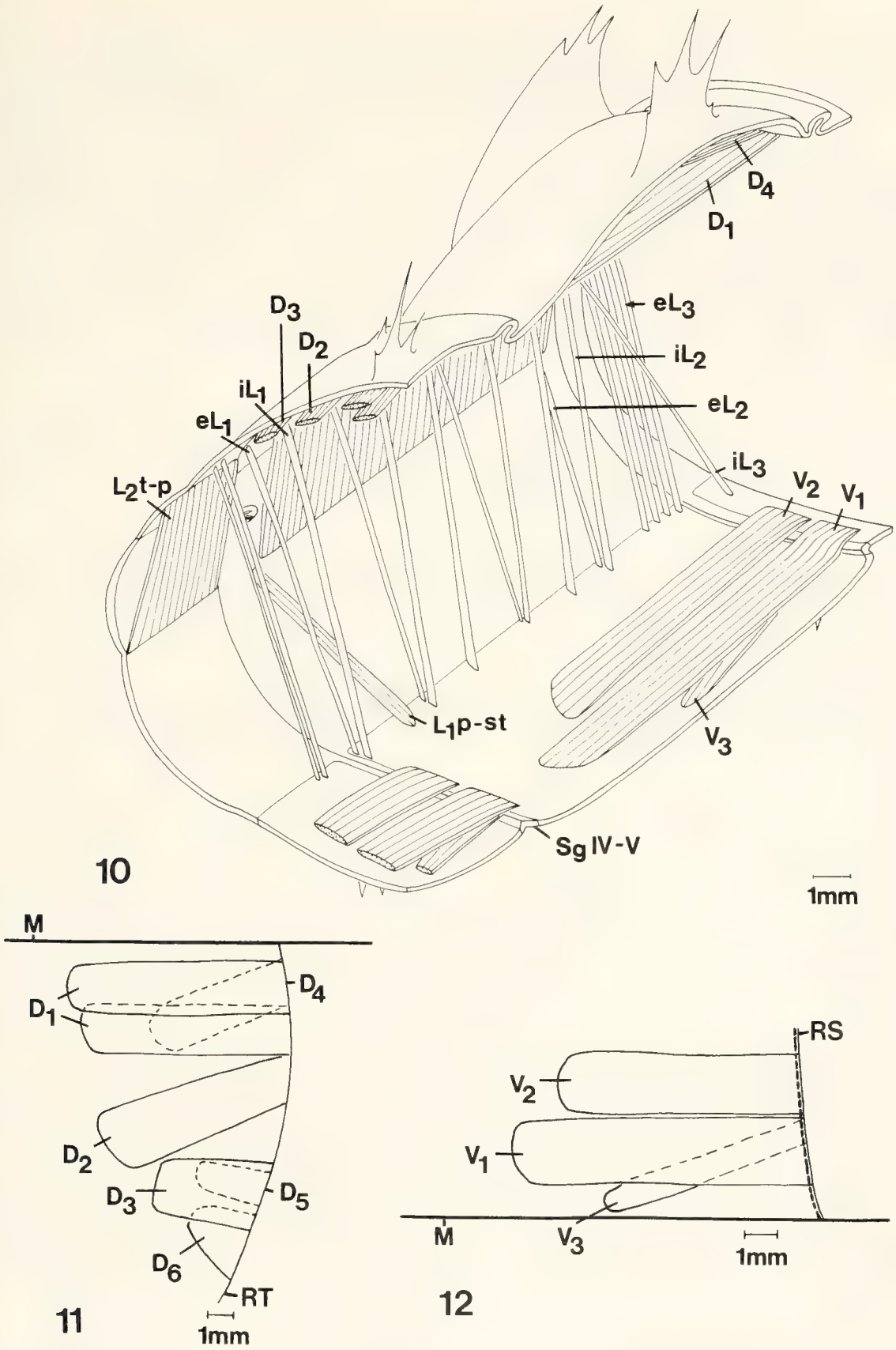


Abb. 10–12. *Extatosoma tiaratum* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 10. Sagittalschnitt; Segment IV ist quergeschnitten, Sicht von craniomedian auf die rechte Körperhälfte. – 11. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht siehe Abb. 7. – 12. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 8, Segmentgrenze V–VI gestrichelt. Die externe Muskulatur besteht nur aus dem schmalen Muskelband V3.

iL3 ist ein internes Muskelband, das nahe des Ursprungs von D6 am caudolateralen Rand des Tergums entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums vom nachfolgenden Segment inseriert. Dabei kreuzt der iL3-Muskel das darunter liegende eL3-Faserbündel.

eL1 ist ein schmales Muskelband unter dem iL1-Muskel. eL1 entspringt in der craniolateralen Ecke des Tergums und inseriert unmittelbar hinter iL1 in der craniolateralen Ecke des Sternums.

eL2 Eine Gruppe aus isolierten Muskelfasern, die mit den iL2-Fasern alternieren. Sie inserieren am lateralen Rand des Sternums neben den iL2-Fasern. Ihr Ursprung liegt jedoch externer am lateralen Rand des Tergums. Die eL2-Gruppe beginnt am Stigma und geht am caudalen Segmentende in die eL3-Gruppe über.

eL3 Eine kleine Gruppe isolierter Muskelfasern am Segmenthinterende, die wie die eL2-Fasern am lateralen Rand des Tergums entspringen und am lateralen Rand des Sternums inserieren. Im Gegensatz zur eL2-Gruppe sind die eL3-Fasern dichter angeordnet.

3.3.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 10)

L2 t-p Eine dichte Muskelfaserschicht, die von der Stigmenöffnung bis zum Hinterende des Segments reicht. Die kurzen Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren im dorsalen Drittel auf der Pleuralmembran.

3.3.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur (Abb. 10)

L1 p-st Ein schmales Muskelband, das ventral vom Stigma auf der Pleuralmembran entspringt und am lateralen Rand des Sternums inseriert.

3.3.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 10)

Sp Der Stigmenmuskel entspringt cranial am Stigmenrand auf einem Chitinvorsprung, überspannt das Stigma und inseriert caudolateral auf einem Vorsprung des Stigmenrandes.

3.3.2.8. Transversalmuskulatur

dT Die Flügelmuskulatur ist dorsal vorhanden. Sie entspringt am cranialen Rand des Tergums und inseriert am Herzen.

3.4. *Aplopus cytherea*
(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 13)

3.4.1. Skelet

Wie bei *Carausius morosus* sind auch hier die Grenzen zwischen Tergum, Pleurum und Sternum nicht deutlich. Die Sklerite gehen mehr oder weniger kontinuierlich in die gefaltete Pleuralmembran über. Tergum und Sternum besitzen jeweils eine kräftige Antecostalleiste. Sowohl das Sternum, als auch die Pleuralmembran sind nicht in einzelne Regionen gegliedert.

Das Stigma befindet sich am cranialen Rand des Segments und ist tergalwärts in die Pleuralfalte eingelassen.

3.4.2. Muskulatur

3.4.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt. Die tergale Längsmuskulatur entspringt auf der ventralen Fläche (D1–D4) oder auf der caudolateralen Fläche des Tergums (D5, D6) und inseriert an der Antecosta des folgenden Tergums. Die sternalen Längsmuskeln entspringen, wenn nicht anders angegeben, auf der dorsalen Fläche des Sternums und inserieren an der Antecosta des folgenden Sternums (V1–V3). Die Lateralmuskulatur ist bis auf den Muskel iL3 segmental angelegt.

3.4.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 14)

D1 ist ein internes, parallel zur Sagittallinie verlaufendes, medianes Muskelband, das sich über das halbe Segment erstreckt. Die Insertio ist zum Teil von D2 verdeckt.

D2 Ein interner, schräg orientierter Muskel, der etwas kürzer ist als D1. Er zieht vom Ursprung schräg nach dorsocaudal.

D3 Dieses interne Muskelbündel besteht aus drei einzelnen Muskelbändern, die parallel zu D1 und lateral von D2 verlaufen.

D4 ist ein kurzer, externer Muskel, der vollständig von D1 verdeckt ist. Er ist parallel zu D1 orientiert und halb so lang wie dieser.

D5 ist ein kurzer, schräg orientierter, externer Muskel. Er liegt unter D3 und nur sein Ursprung ist am medianen Rand von D3 sichtbar.

D6 Dieser externe Muskel besitzt diesselbe Länge und Orientierung wie D5, erweitert sich aber leicht in Richtung Insertio. Seine mediane Hälfte ist von D3 verdeckt.

3.4.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 15)

V1 ist ein breites, internes Muskelband, das parallel zur Medianlinie mehr als die Hälfte des Segments durchspannt.

V2 Dieses interne Muskelband ist schmaler und etwas kürzer als V1. Es liegt lateral von V1 und ist leicht schräg nach caudolateral orientiert.

V3 ist eine Gruppe aus drei externen Einzelmuskeln, die vom Ursprung schräg zur craniolateralen Kante des folgenden Sternums ziehen. Die Insertionsstellen der zwei lateralen Muskelbänder sind von V1 verdeckt, aber die Insertio des dritten Muskelbandes ist frei sichtbar. Die V3-Muskeln sind etwa halb so lang sie V1.

V4 ist ein kurzer Muskel, der unter dem lateralen Muskelband der V3-Gruppe liegt. In diesem Bereich ist die Sternalmuskulatur also dreischichtig. V4 entspringt auf dem caudalen Rand des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums.

3.4.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 13)

iL1 Ein kräftiges, laterales Muskelband, das an der Antecosta des Tergums entspringt und an der Antecosta des Sternums inseriert.

iL2 Eine interne Muskelgruppe aus einzelnen Fasern, die auf der ventralen Fläche des Tergums entspringen und auf der dorsolateralen Fläche des Sternums ansetzen. Die iL2-Fasern beginnen caudal vom Stigma und enden im letzten Viertel des Segments.

iL3 ist ein internes, intersegmentales Muskelband, das am lateralen Rand des Tergums über dem Ursprung der eL3-Gruppe entspringt und in der craniolateralen Ecke des Sternums vom folgenden Segment inseriert.

eL1 ist ein schmaler, externer Muskel, der von der craniolateralen Ecke des Tergums zur craniolateralen Ecke des Sternums reicht.

eL2 Die eL2-Gruppe besteht aus einzelnen, schwachen Muskelfasern, die mit den iL2-Fasern alternieren und vom lateralen Rand des Tergums zum lateralen Rand des Sternums ziehen. Die eL2-Gruppe geht am Segmenthinterende in die eL3-Gruppe über.

eL3 Eine Gruppe von Muskelfasern, die am caudalen Segmentende an die eL2-Gruppe anschließt. Die eL3-Fasern entspringen am caudolateralen Rand des Tergums und inserieren am caudolateralen Rand des Sternums. Die einzelnen Fasern sind im Vergleich zur eL2-Gruppe dichter angeordnet.

3.4.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 13)

L2 t-p ist eine externe, dichte Muskelfaserschicht aus einzelnen, kurzen Fasern, die am lateralen Rand des Tergums auf Höhe des Ursprungs der eL2-Fasern entspringen und an der Pleuralfalte inserieren. Sie beginnen caudal vom Stigma und reichen bis zum Segmenthinterende.

3.4.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur (Abb. 13)

L1 p-st ist ein kräftiges Muskelband, das ventral vom Stigma entspringt und am lateralen Rand des Sternums direkt neben iL1 inseriert.

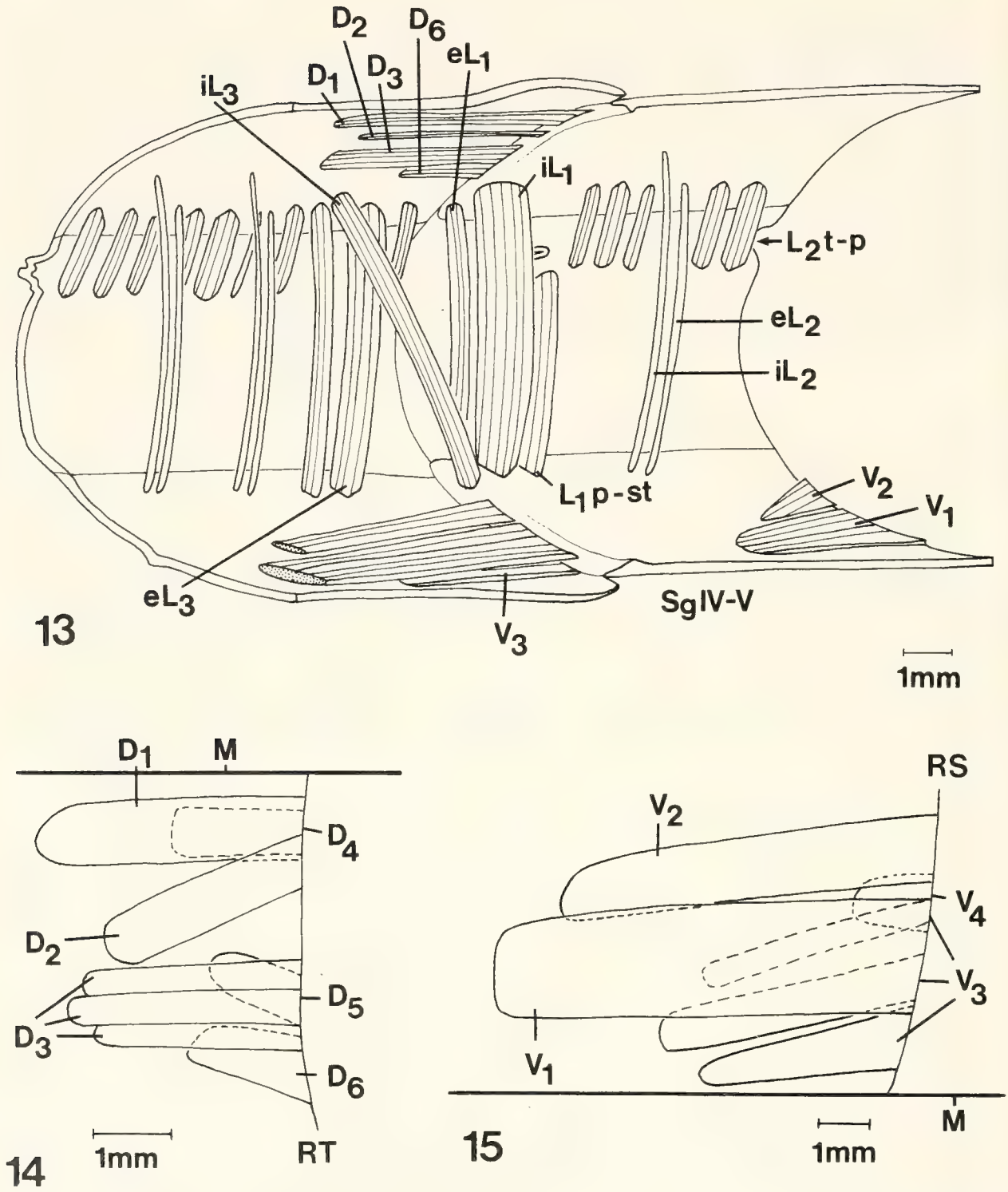


Abb. 13–15. *Aplopus cytherea* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 13. Sagittalschnitt; beide Segmente sind quergeschnitten, Sicht von median und leicht cranial auf die rechte Körperhälfte. – 14. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 7. – 15. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Orientierung siehe Abb. 8. Im Bereich von V 4 ist die Muskulatur dreischichtig.

3.4.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 13)

Sp Der Stigmenmuskel entspringt auf einem Chitinvorsprung des cranialen Stigmenrandes, überspannt das Stigma und setzt auf einem Vorsprung des caudolateralen Stigmenrandes an.

3.4.2.8. Transversalmuskulatur

dT Der dorsale Transversalmuskel entspringt an der tergalen Antecosta und inseriert am Herzen.

3.5. *Eurycantha calcarata*
(Männchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 16)

3.5.1. Skelet

Das Abdominalskelet von *Eurycantha calcarata* ist viel stabiler gebaut als bei den meisten anderen Phasmiden. Der Körper ist auch nicht drehrund, wie bei *Carausius morosus* oder *Aplopus cytherea*, sondern abgeflacht.

Ein kräftiges Tergum mit deutlicher Antecosta ist von einem ebenso stabilen Sternum durch eine Pleuralregion getrennt, die sich aus Epipleurit und Hypopleurit zusammensetzt und ganz auf der Ventralseite liegt. Das sklerotisierte Epipleurit trägt an seinem cranialen Ende das Stigma. Das Hypopleurit ist eine schmale sklerotisierte Spange, die durch breite membranöse Zonen vom Epipleurit und vom Sternum abgegrenzt ist.

3.5.2. Muskulatur

3.5.2.1. Muskulatur allgemein

Die intersegmental angeordnete Längsmuskulatur ist sowohl tergal, als auch sternal dreischichtig. Die tergale Längsmuskulatur entspringt auf der ventralen Fläche des Tergums und inseriert an der Antecostalleiste des folgenden Tergums. Die sternale Längsmuskulatur entspringt, soweit nicht anders beschrieben, auf der dorsalen Fläche des Sternums und inseriert am cranialen Rand des folgenden Sternums (V 1–V 3, V 5). Die Lateralmuskulatur ist vollständig segmental angelegt.

3.5.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 17)

D 1 ist eine interne Muskelgruppe aus zwei parallelen Faserbündeln, die kurz hinter der Antecosta entspringen und parallel zur Sagittallinie bis zur Antecosta des folgenden Tergums ziehen. Das laterale Muskelband konvergiert leicht zur Ansatzstelle.

D 2 Ein schmales, internes Muskelband, dessen medianer Rand von D 1 verdeckt ist. D 2 ist etwas kürzer als D 1.

D 3 Diese interne Muskelgruppe besteht aus drei schräg nach caudolateral orientierten Einzelmuskeln. Sie entspringen auf der ventralen Fläche des Tergums lateral von D 2 und inserieren am craniolateralen Rand des folgenden Tergums. Der Ursprung des an D 2 anschließenden Muskelbandes ist von D 2 weitgehend verdeckt. Die zwei lateralen Muskeln überlagern sich teilweise.

D 4 ist ein schmales Muskelband, das parallel zur Medianlinie verläuft und vollständig von D 1 verdeckt ist. D 4 ist etwa so lang wie D 3.

D 5 ist ein kurzer, externer Muskel, der unter dem medianen Teilmuskel von D 3 liegt. Er ist stärker nach caudolateral orientiert als D 3.

D 7 ist ein breiter Muskel, der so lang ist wie D 3. Er wird von D 1 vollständig und von D 4 teilweise verdeckt. Im Bereich von D 4 ist die tergale Längsmuskulatur somit dreischichtig. D 7 erweitert sich in Richtung Insertio, die am cranialen Rand des folgenden Tergums zu finden ist.

3.5.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 18)

V 1 Ein interner, medianer Muskel, der im cranialen Drittel des Sternums entspringt, parallel zur Medianlinie verläuft und am cranialen Rand des folgenden Sternums inseriert.

V 2 Diese interne Muskelgruppe besteht aus drei Faserbündel. Das mittlere Muskelfaserbündel ist so lang wie V 1, die beiden äußeren sind etwas kürzer. V 2 verläuft parallel zur Sagittallinie lateral von V 1.

V 3 ist eine externe Gruppe aus zwei Einzelmuskeln, die von V 1 verdeckt sind. Sie sind wie V 1 und V 2 orientiert, besitzen aber nur 2/3 der Länge von V 1.

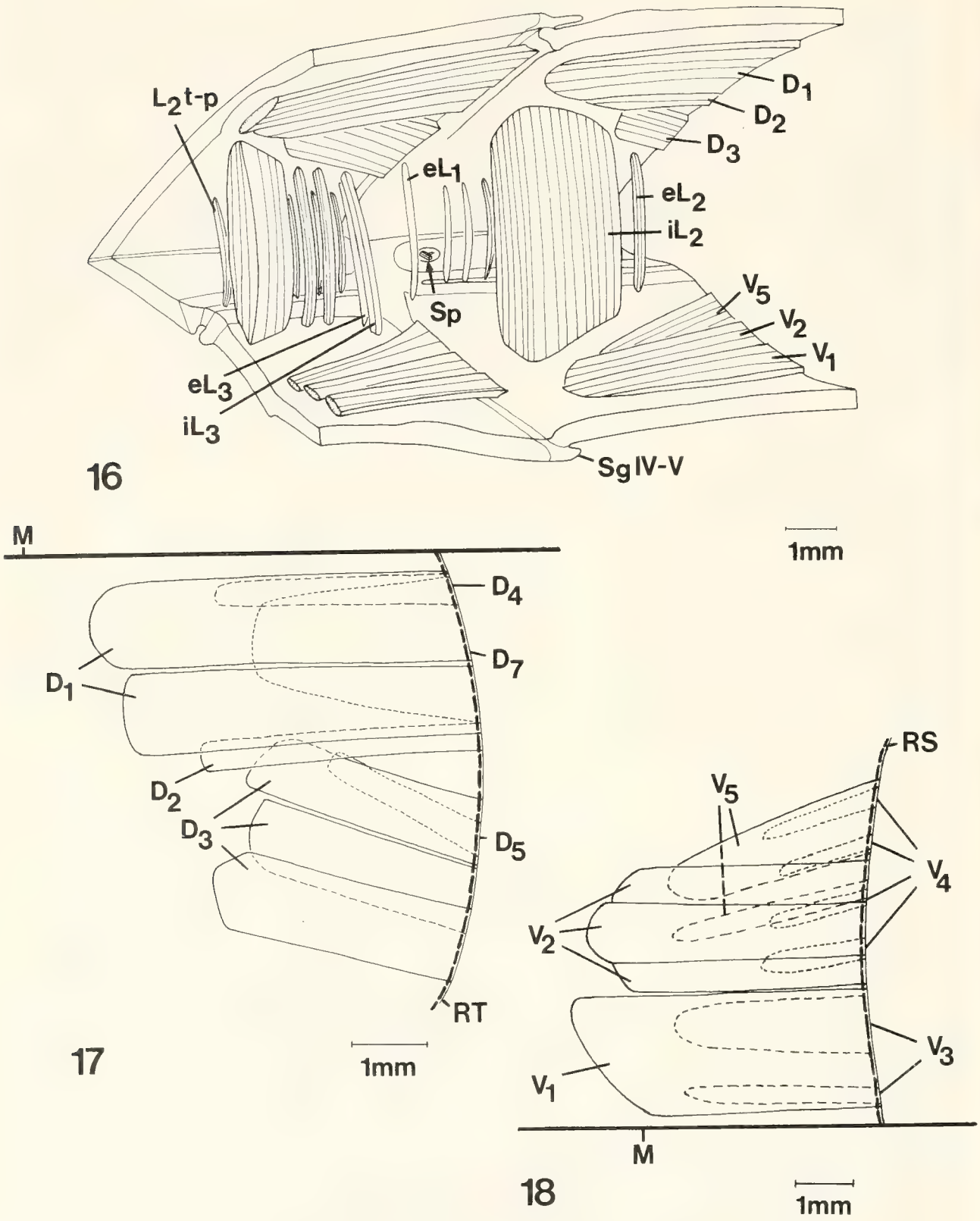


Abb. 16–18. *Eurycantha calcarata* (♂); Abdominalsegmente IV und V. – 16. Sagittalschnitt; beide Segmente sind quergeschnitten, Sicht von median und leicht cranial auf die rechte Körperhälfte. Muskel iL3 überschreitet die Sementgrenze nicht, vergleiche Abb. 6, 10, 13. – 17. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 7, Segmentgrenze V–VI gestrichelt, wie auch in Abb. 18. Bemerkenswert ist das Vorkommen des Muskels D7, das Fehlen von D6 (siehe Abb. 7, 11, 14, 19) und die Dreischichtigkeit im Bereich von D4. – 18. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 8. Auch hier ist die Muskulatur im Bereich von V4 dreischichtig.

V4 ist eine Gruppe aus vier externen Muskeln. Die Fasern sind kurz, etwa 1/3 so lang wie V1. Alle vier Einzelmuskeln sind von V3 und/oder V5 verdeckt. Sie entspringen am Hinterende des Sternums und ziehen schräg lateralwärts zum Vorderrand des folgenden Sternums.

V5 Ein in zwei Einzelmuskeln aufgelöstes Muskelbündel, das zwischen V2 und V4 eine weitere Muskelschicht bildet. Die Orientierung entspricht der V4-Gruppe.

3.5.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 16)

iL2 ist ein massiges Muskelfaserbündel, das in der Segmentmitte auf der ventralen Fläche des Tergums entspringt und auf der dorsalen Fläche des Sternums inseriert. Der iL2-Muskel ist nicht in isolierte Muskelfasern aufgelöst.

iL3 Dieses interne Muskelband entspringt am caudolateralen Rand des Tergums und inseriert in der caudolateralen Ecke des Sternums von demselben Segment.

eL1 Ein schmales Muskelband, das vom craniolateralen Rand des Tergums zur craniolateralen Ecke des Sternums zieht und damit als einziger Muskel vor die Stigmenöffnung zu liegen kommt.

eL2 Die eL2-Fasern entspringen auf der dorsalen Fläche des Tergums und inserieren am lateralen Rand des Sternums. Sie sind zum großen Teil von iL2 verdeckt. Einzelne Muskelfasern sind jedoch cranial und caudal von iL2 sichtbar.

eL3 ist ein einzelnes Muskelband am caudalen Segmentende, das am caudolateralen Rand des Tergums entspringt und in der caudolateralen Ecke des Sternums inseriert, wobei es in seiner gesamten Länge dicht unter dem iL3-Muskel liegt.

3.5.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 16)

L2 t-p ist eine Muskelfaserschicht aus vielen kurzen Fasern, die von der Stigmenöffnung bis zum caudalen Segmentende reichen. Die Muskelfasern entspringen auf der ventrolateralen Fläche des Tergums unter den eL2-Fasern und inserieren auf der schmalen Hypopleuritspange.

3.5.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur

Pleuro-sternale Muskeln sind nicht vorhanden.

3. 5. 2. 7. Stigmenmuskulatur (Abb. 16)

Sp Der Stigmenschließmuskel entspringt cranial auf einem Vorsprung des Stigmenrandes, überspannt das Stigma und inseriert caudolateral auf einem Vorsprung des Stigmenrandes.

3.5.2.8. Transversalmuskulatur

dT Der dorsale Transversalmuskel entspringt auf der Antecostalleiste und inseriert am Herzen.

3.6. *Heteropteryx dilatata*
(Weibchen, Skelet und Muskulatur des 4. und 5. Abdominalsegments, Abb. 19 und 22)

3.6.1. Skelet

Im Gegensatz zu den zylinderförmigen Abdominalsegmenten von *Carausius morosus* oder *Aplopus cytherea* hat ein mittleres Abdominalsegment von *Heteropteryx dilatata* eine ganz andere Form. Es ist abgeflacht und die Seiten sind zu einer scharfen, bedornten Kante ausgezogen (Abb. 19). Das Tergum ist großflächig und reicht lateral bis zur Kante. Die Pleuralmembran und das Sternum befinden sich auf der Ventralseite.

Während das schmale Sternum einteilig ist, läßt sich die Pleuralregion in zwei deutlich voneinander getrennte Teile gliedern (Abb. 22). An das laterale Epipleurit, das die Stigmenöffnung trägt, schließt sich das Hypopleurit an, das an das Sternum grenzt (Bezeichnung nach Ford 1923).

3.6.2. Muskulatur

3.6.2.1. Muskulatur allgemein

Die Längsmuskulatur ist vollständig intersegmental angelegt und sowohl tergal, als auch sternal zweischichtig. Die tergalen Längsmuskeln entspringen auf der ventralen Fläche des Tergums (D 1–D 3) oder nahe dem caudalen Rand des Tergums (D 4–D 6). Sie inserieren an der Antecostalleiste des folgenden Tergums. Die sternalen Längsmuskeln haben ihren Ursprung auf der dorsalen Fläche (V 1) und nahe dem caudalen Rand des Sternums (V 3–V 5). Die gesamte Lateralmuskulatur ist segmental angelegt.

3.6.2.2. Tergale Längsmuskulatur (Abb. 20)

D 1 ist ein breites, internes Muskelbündel, das die ventrale Fläche des Tergums einnimmt und in seinem cranialen Drittel entspringt. Die Orientierung ist leicht schräg von craniolateral nach dorsocaudal.

D 2 ist ein deutlich schräg nach caudomedial orientierter, interner Muskel, dessen cranialer Ursprung von D 3 und dessen caudale Insertio teilweise von D 1 verdeckt ist.

D 3 ist ein zweigeteiltes, internes Muskelbündel, dessen längste Fasern den Ursprung von D 2 leicht überragen. Die kurzen Muskelfasern sind nur halb so lang. D 3 verläuft parallel zur Medianlinie.

D 4 Dieser kurze, externe Muskel ist vollständig von D 1 verdeckt.

D 5 ist wie D 4 ein kurzer, externer Muskel, der vollständig von D 3 verdeckt ist. Er zieht vom caudolateralen Rand des Tergums zum craniolateralen Rand des folgenden Tergums.

D 6 liegt lateral von D 5 und ist ebenfalls ein sehr kurzer, externer Muskel. Die mediane Hälfte ist von D 3 überlagert.

3.6.2.3. Sternale Längsmuskulatur (Abb. 21)

V 1 ist ein sehr breites, internes Muskelband, das fast das gesamte Sternum bedeckt. Parallel zur Medianlinie orieniert, entspringt es im vorderen Drittel des Sternums. Alle weiteren sternalen Längsmuskeln sind vollständig oder teilweise von V 1 bedeckt.

V 3 Dieser kurze, externe Muskel ragt zur Hälfte unter der Medianseite von V 1 hervor. V 3 ist wie auch V 4 und V 5 leicht schräg von cranial nach caudolateral orientiert.

V 4 ist ein externes Muskelband, das vollständig von V 1 verdeckt ist. Orientierung wie V 3.

V 5 Dieses externe, undeutlich zweigeteilte Muskelbündel ist etwas kürzer als V 4 und ebenso wie V 3 und V 4 orientiert. Die laterale Insertionsecke schaut unter V 1 hervor.

3.6.2.4. Tergo-sternale Muskulatur (Abb. 19 und 22)

iL2 Dieses Muskelfaserbündel stellt die am weitesten medial gelegene Verbindung zwischen Tergum und Sternum dar. Die massige Muskelgruppe aus fünf Faserbündeln zieht von der ventralen Fläche des Tergums zur dorsalen Fläche des Sternums, und zwar caudal von der Segmentmitte.

eL1 ist ein einzelnes Muskelband am cranialen Rand des Segments. Es entspringt vor der craniolateralen Ecke des Tergums und inseriert in der craniolateralen Ecke des Sternums.

eL2 ist eine Muskelgruppe, die aus drei Faserbündeln besteht und caudal von der Segmentmitte unter der iL2-Gruppe liegt. Die eL2-Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren am lateralen Rand des Sternums.

eL3 Dieses einzelne Muskelband befindet sich am Segmentende, wo es von der caudolateralen Ecke des Tergums zur caudolateralen Ecke des Sternums zieht.

3.6.2.5. Tergo-pleurale Muskulatur (Abb. 19 und 22)

iL t-p Diese massige Muskelfaserschicht beginnt caudad der Stigmenöffnung, wo die Fasern am dichtesten stehen und endet unter dem eL2-Muskel. Die Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren auf dem Hypopleurit.

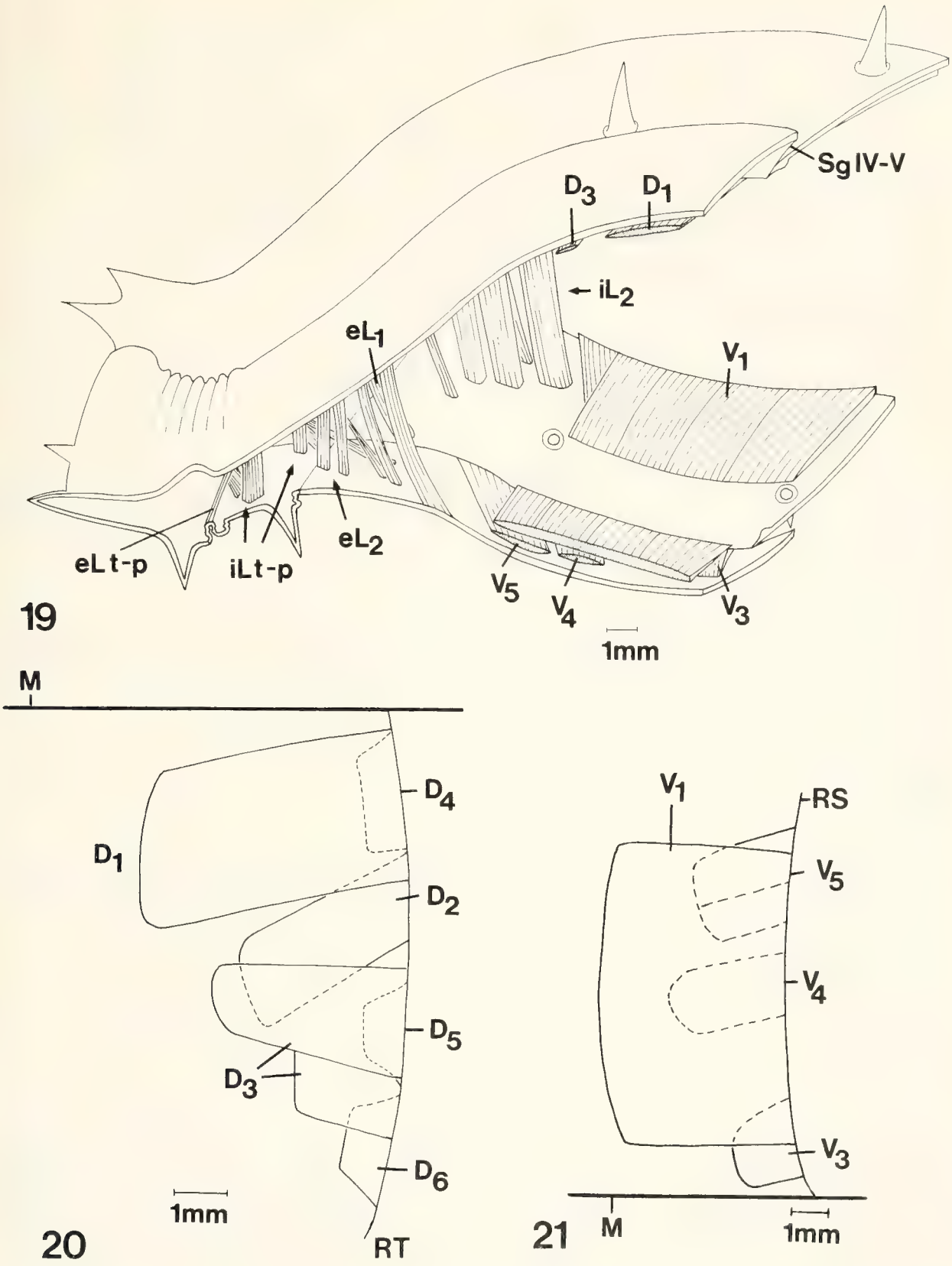


Abb. 19–21. *Heteropteryx dilatata* (♀); Abdominalsegmente IV und V. – 19. Sagittalschnitt; beide Segmente sind quergeschnitten, Sicht von craniomedian auf die rechte Körperhälfte. – 20. Tergale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht siehe Abb. 7. – 21. Sternale Längsmuskulatur des 5. Segments, Ansicht wie bei Abb. 8. Bemerkenswert ist die breite, lückenlose Muskelschicht V1 und das Vorkommen des externen Muskels V5.

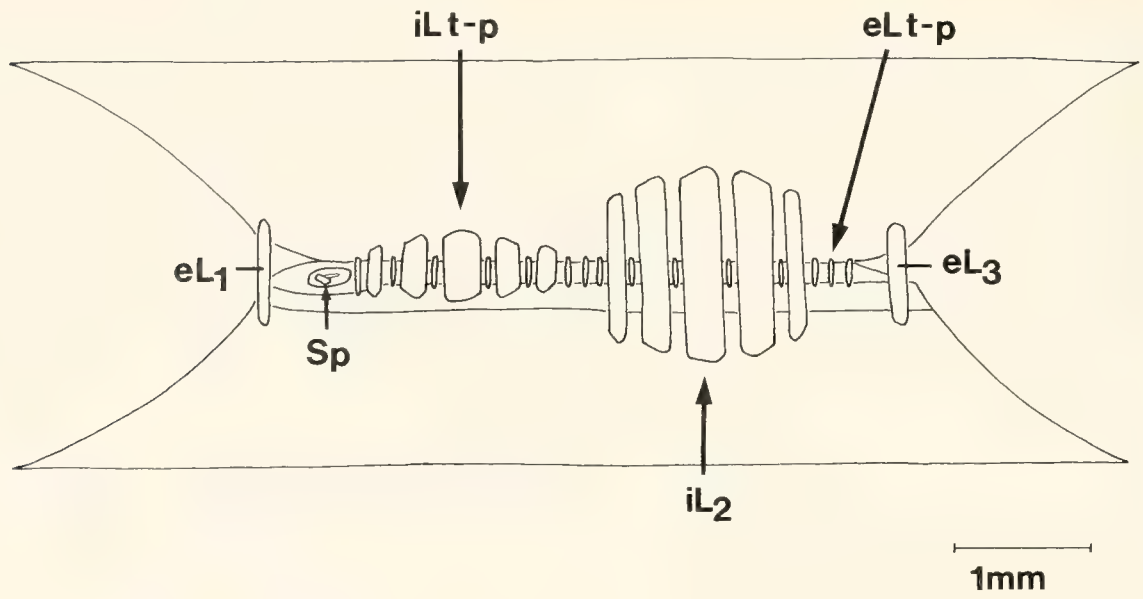


Abb. 22. *Heteropteryx dilatata* (♀); Sagittalschnitt des fünften Abdominalsegments, Sicht von median. Die Muskeln iL1 und iL3 fehlen, die Tergo-pleural-Muskulatur ist zweischichtig (iL t-p und eL t-p).

eL t-p ist ein sehr kurzer Muskelfaserbelag. Die Fasern liegen unter den iL t-p-Fasern, reichen jedoch weiter als diese nach caudal bis zum Segmentende. Die eL t-p-Gruppe ist die äußerste von vier Lateralmuskelschichten. Die einzelnen Fasern entspringen am lateralen Rand des Tergums und inserieren auf dem Hypopleurit nahe der Grenze zum Epipleurit.

3.6.2.6. Pleuro-sternale Muskulatur

Pleuro-sternale Muskeln sind nicht vorhanden.

3.6.2.7. Stigmenmuskulatur (Abb. 22)

Sp Der Stigmenschließmuskel zieht quer über die Stigmenöffnung vom cranialen zum caudolateralen Stigmenrand. Origio und Insertio liegen jeweils auf Vorsprüngen des Stigmenrandes.

3.6.2.8. Transversalmuskulatur

dT Der dorsale Transversalmuskel entspringt an der Antecosta und inseriert am Herzen.

4. Diskussion

Die Ergebnisse der muskelanatomischen Untersuchungen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Muskeln von gleicher topographischer Lage erhalten dieselbe Bezeichnung. Ich folge dabei weitgehend der Nomenklatur von MARQUARDT (1940). Es muß betont werden, daß das Lagekriterium nicht ausreicht, um eine Homologie zu beweisen. Dazu sind vielmehr embryologische und anatomische Untersuchungen notwendig, die eine Homologie beispielsweise über die Innervierung belegen.

Die Überprüfung von Homologien ist schwierig und zeitaufwendig und wurde in der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt. Es ist aber eine einheitliche topographische Nomenklatur eingeführt worden. MARQUARDT schreibt dazu (1940: 67): „Die Anwendung einer einheitlichen topographischen Nomenklatur bereitet nämlich insofern oft Schwierigkeiten, als für nur wenige Muskeln ein genau gleiches topographisches Verhalten bei den verschiedenen Insekten festgestellt werden kann. Anzahl, Verlauf und Anheftungsart der Muskeln können so stark wechseln, daß Homologisierungen auf diese Weise wenn nicht unmöglich so doch sehr fraglich erscheinen."

Tab. 1. Muskelausstattung eines mittleren Abdominalsegments (III-VI) von sieben Phasmidenarten (x = Muskel vorhanden, – = Muskel reduziert, ? = Erklärung siehe Text).

Muskulatur			*Carausius morosus*	*Extatosoma tiaratum*	*Aplopus cytherea*	*Eurycantha calcarata*	*Heteropteryx dilatata*	*Megacrania tsudai*	*Diapheromera femorata*
D	intern	median	D1 D2	D1 D2	D1 D2	D1 D2	D1 D2	D1 D2	D1 D2
		lateral	D3	D3	D3	D3	D3	D3	D3
	extern	median	D4	D4	D4	D4 D7	D4	D4	D4
		lateral	D5 D6	D5 D6	D5 D6	D5	D5 D6	D5	D5
V	intern	median	V1	V1	V1	V1	V1	V1	V1
		lateral	V2	V2	V2	V2		V2	V2
	extern	median	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3
		lateral		–	V4	V4 V5	V4 V5	V4	V4
iL		1	x	x	x	–	–	x	x
		2	x	x	x	x	x	x	x
		3	x	x	x	x	–	x	–
eL		1	x	x	x	x	x	x	?
		2	x	x	x	x	x	x	x
		3	x	x	x	x	x	?	?
L t-p			x (2-geteilt)	x	x	x	x (2-schichtig)	x	x
L1 p-st			x	x	x	–	–	–	–
Sp			x	x	x	x	x	x	x
dT			x	x	x	x	x	x	?

Tab. 2. Synonymieliste der Muskulatur eines mittleren Abdominalsegments (III–VI) von Phasmiden. Die Angaben bei MAKI (1935) beziehen sich auf Segment V.

Muskulatur			*Diapheromera femorata* FORD (1923)	*Megacrania tsudai* MAKI (1935)	*Carausius morosus* MARQUARDT (1940)	*Carausius morosus* JEZIORSKI (1918)
D	intern	median	it	290 291	D2 D3	dlm2 dlm3
		lateral		292	D4	dlm4
	extern	median	ot	293	D1	dlm1
		lateral		294	D4a D5	dlm4a dlm5
V	intern	median	is	296	V1	vlm1 vlm1a
		lateral		297	V2	vlm2
	extern	median	os	298	V3	vlm3
		lateral		299		
iL	1		tm	300	iL1 t-st	dvm1
	2			301	iL2 t-st	dvm2
	3			302	iL3 t-st	–
eL	1			–	eL1 t-st	ldvm1
	2			303	eL2 t-st	ldvm2
	3			–	eL3 t-st	
L t-p			tpm	304	L2 t-p L3 t-p	pm
L p-st			–	–	L1 p-st	pstm
Sp			om	305	Sp	stim
dT			–	295	dT	–

Tatsächlich variiert die abdominale Muskulatur bei Vertretern der Phasmida und nahe verwandter Gruppen, wie zum Beispiel die der Caelifera (SNODGRASS 1935) beträchtlich. Die Muskelausstattung der Abdominalsegmente bei den untersuchten Phasmidenarten ist dagegen ziemlich gleichförmig, so daß hier Muskeln, die dieselbe Bezeichnung tragen, vermutlich homolog sind.

Um eine einheitliche Nomenklatur zu erhalten, mußte bei *Megacrania tsudai* und *Diapheromera femorata* die gesamte Muskulatur, bei *Carausius morosus* ein Teil der Muskulatur umbenannt werden. Die Synonyme sind in Tab. 2 angegeben. Diese Ver-

einheitlichung der Nomenklatur ist ein wichtiges Arbeitsmittel, um vergleichende anatomische Aussagen machen zu können.

Im folgenden werden die Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen verglichen und gemeinsam mit den Ergebnissen von FORD (1923) für *Diapheromera femorata* und MAKI (1935) für *Megacrania tsudai* diskutiert.

4.1. Tergale und sternale Längsmuskulatur (Tab. 1)

Eine bemerkenswerte Eigenschaft der Phasmiden ist das Auftreten von breiten, muskelfreien Querzonen auf den Tergiten und Sterniten. Diese entstehen durch den nach caudal verschobenen Ursprung der Längsmuskulatur. Nur im 1. Abdominalsegment, dem Segmentum medianum, das mit dem Metathorax fest verwachsen ist, entspringt die Längsmuskulatur zumindest teilweise am cranialen Rand des Tergums oder des Sternums.

Es ist jedoch eine Ausnahme bekannt. Das ist die kalifornische Gattung *Timema*, die in allen Abdominalsegmenten eine durchgehende Längsmuskulatur besitzt. Dieses Merkmal steht im Zusammenhang mit den bei dieser Gattung noch nicht verlängerten Abdominalsegmenten. Es wird von KRISTENSEN (1975) als Plesiomorphie gewertet, die ihn unter anderem dazu veranlaßt, in *Timema* die mögliche Schwestergruppe aller übrigen rezenten Phasmiden zu sehen.

Mit der Verlängerung der Abdominalsegmente ist die Verkürzung der Längsmuskulatur einhergegangen. Nach BEIER (1957, 1968) reichen die Längsmuskeln in einem typischen Abdominalsegment höchstens bis zur Segmentmitte. Das trifft jedoch nur für *Carausius morosus* (Abb. 6) und *Diapheromera femorata* zu. Bei den anderen untersuchten Arten durchsetzt die Längsmuskulatur immer mehr als die halbe Segmentlänge. Sie entspringt in der Regel im vorderen Drittel des Segments. Die funktionelle Bedeutung dieser Muskelverkürzung wird weiter unten diskutiert (Kap. 4.8.).

VOSS (1905) unterteilt die tergale und die sternale Längsmuskulatur jeweils in ein medianes und ein laterales Bündel und bezeichnet diesen Zustand als typische Differenzierung für orthopteroide Insekten. Diese Differenzierung tritt bei fast allen untersuchten Phasmiden auf. JEZIORSKI (1918) findet bei *Carausius morosus* einen breiten Spalt zwischen D 2 und D 3, der die dorsale Längsmuskulatur in zwei Gruppen teilt (Abb. 7). Die mediane Gruppe setzt sich aus den Muskeln D 1, D 2 und D 4 zusammen, die laterale Gruppe aus den Muskeln D 3, D 5 und D 6. Dieselbe Muskelanordnung finden wir bei *Extatosoma tiaratum, Aplopus cytherea* und *Heteropteryx dilatata* (Abb. 11, 14, 20). Bei *Megacrania tsudai, Eurycantha calcarata* und *Diapheromera femorata* fehlt jeweils der laterale Muskel D 6. Bei *Eurycantha calcarata* kommt jedoch noch ein weiterer medianer Muskel hinzu (D 7, Abb. 17).

Die sternale Längsmuskulatur der Phasmiden ist weniger deutlich in eine mediane und eine laterale Gruppe getrennt. Ein breiter Spalt tritt zwischen diesen zwei Gruppen niemals auf. Wie aus Tab. 1 hervorgeht, setzt sich bei *Megacrania tsudai, Diapheromera femorata* und *Aplopus cytherea* (Abb. 15) das mediane Bündel aus den Muskeln V 1 und V 3, das laterale Bündel aus den Muskeln V 2 und V 4 zusammen. Bei *Extatosoma tiaratum* fehlt der laterale Muskel V 4 (Abb. 12). Dagegen tritt bei *Eurycantha calcarata* und *Heteropteryx dilatata* ein weiterer lateraler Muskel V 5 auf (Abb. 18 und 21). Bei *Heteropteryx dilatata* ist eine durchgehende interne Muskelfaserschicht (Abb. 21), bei *Carausius morosus* eine durchgehende externe Muskelfaserschicht (Abb. 8) vorhanden.

JEZIORSKI (1918) beschreibt bei *Carausius morosus* den Muskel V 1 als zweigeteiltes Faserbündel, wobei der laterale Teilmuskel vom medianen Muskelband teilweise ver-

deckt ist. Das konnte nicht bestätigt werden. Vielmehr grenzen die zwei Muskelbänder direkt aneinander (Abb. 8).

Die Längsmuskulatur läßt sich nicht nur in mediane und laterale, sondern auch in interne und externe Faserbündel unterteilen. Verschiedene paurometabole Insekten sind auf dieses Merkmal hin untersucht worden, wobei sich jeweils zeigt, daß die Längsmuskulatur in zwei Schichten angeordnet ist (Miall & Denny 1886, Du Porte 1920, Ford 1923, Snodgrass 1931, Maki 1935). Auch die untersuchten Phasmiden besitzen weitgehend eine zweischichtige Längsmuskulatur. Bei zwei Arten ist jedoch die Längsmuskulatur zumindest teilweise in drei Schichten angeordnet. Bei *Eurycantha calcarata* ist die Längsmuskulatur dorsal und ventral, bei *Aplopus cytherea* nur ventral dreischichtig (Abb. 15, 17, 18).

Die Funktion der Längsmuskulatur liegt vor allem in der Protraktion der Segmente. Durch Kontraktion dieser Muskelfasern werden die Segmente einander genähert und laterale und vertikale Bewegungen des Abdomens ermöglicht. Die tergale Längsmuskulatur verursacht die Aufwärtskrümmung des Hinterleibes, die bei der Ameisenmimikry von *Extatosoma*-Larven, in der Ruhehaltung bei *Extatosoma*-Weibchen und bei der Abwehrreaktion von *Eurycantha* deutlich ausgeprägt ist. Für die Abwärtskrümmung ist die sternale Längsmuskulatur verantwortlich. Diese Bewegung finden wir unter anderem im Abwehrverhalten von *Eurycantha*-Weibchen.

4.2. Innere tergo-sternale Muskulatur (Tab. 1)

Die innere Tergo-sternal-Muskulatur ist dreigeteilt. Sie setzt sich aus einem anterioren Muskelband (iL1), einem posterioren Muskelband (iL3) und einer medianen Muskelfasergruppe (iL2) zusammen. Während die mediane Gruppe immer vorhanden ist, fehlt das anteriore Muskelband bei *Eurycantha calcarata* und *Heteropteryx dilatata* (Abb. 16, 22). Der posteriore Muskel fehlt bei *Diapheromera femorata* und ebenfalls bei *Heteropteryx dilatata* (Abb. 22). Bei *Carausius morosus* wurde iL3 von Jeziorski (1918) übersehen und erst von Marquardt (1940) beschrieben.

Der Muskel iL1 ist bei allen untersuchten Arten segmental angelegt. Dagegen verläuft das posteriore Muskelband iL3 nur bei *Eurycantha calcarata* segmental (Abb. 16), bei den übrigen Arten jedoch intersegmental. Marquardt (1940) weist darauf hin, daß sowohl iL1, als auch iL3 der Innervierung nach Intersegmentalmuskeln sind. Es existieren somit Muskelbänder, die nicht von einem Ganglion des zugehörigen Segments, sondern von einem benachbarten Segment aus innerviert werden.

Die iL2-Gruppe ist bei fast allen untersuchten Arten in isolierte Muskelfasern aufgelöst. Bei *Eurycantha calcarata* ist diese Muskelgruppe jedoch kompakt und nur caudal in einzelne Fasern gegliedert (Abb. 16) (siehe Kap. 4.3.).

4.3. Äußere tergo-sternale Muskulatur (Tab. 1)

Wie die innere, so ist auch die äußere Tergo-sternal-Muskulatur gewöhnlich in ein medianes und zwei laterale Muskelbündel aufgeteilt. Der anteriore Muskel eL1 ist ein Einzelmuskel am cranialen Segmentende. Caudal vom Stigma liegt die eL2-Gruppe, die am Segmenthinterende in die eL3-Gruppe übergeht. Bei *Eurycantha calcarata* ist der eL3-Muskel nicht in isolierte Fasern aufgelöst (Abb. 16). Aufgrund dieses Merkmals und einiger anderer Merkmale, wie die kompakte Form des Muskels iL2, der Reduction der Muskeln D6, iL1 und L1 p-st und dem Auftreten der Muskeln V5 und D7 wird *Eurycantha calcarata* hier als abgeleitete Species innerhalb der Phasmiden auf-

gefaßt. Dieses Ergebnis entspricht den Ausführungen von BRUNNER VON WATTENWYL & REDTENBACHER (1908), die drei Merkmale für hochentwickelte Phasmiden angeben, welche alle für *Eurycantha calcarata* zutreffen, nämlich die vollständige Reduktion der Vorder- und Hinterflügel, die Verkürzung des Mediansegments (1. Abdominalsegment) und die relativ kurzen Fühler, die etwa so lang sind wie die Vorderbeine.

Die Dreigliederung der äußeren Tergo-sternal-Muskulatur finden wir bei allen untersuchten Arten außer *Diapheromera femorata*. FORD (1923) differenziert diesen Muskelbelag nicht und auch ihre Abbildungen geben keinen Aufschluß über das Vorhandensein von eL1 und eL3. Auch MAKI (1935) beschreibt für *Megacrania tsudai* die posterioren Muskelfasern nicht als eigenständige Muskelgruppe, obwohl aus seinen Abbildungen hervorgeht, daß die caudalen Fasern von der medianen eL2-Gruppe deutlich abgesetzt sind. JEZIORSKI (1918) rechnet diese Muskelgruppe bei *Carausius morosus* noch zur medianen eL2-Gruppe. Die eL3-Gruppe ist erst von MARQUARDT (1940) beschrieben worden.

Die eL1- und eL3-Muskeln sind bei allen untersuchten Arten segmental angelegt. Der Innervierung nach sind aber auch diese Muskeln Intersegmentalmuskeln (MARQUARDT 1940).

Die äußere und die innere Tergo-sternal-Muskulatur wirkt als in direkte Atemmuskulatur. Durch Kontraktion dieser Muskeln wird das Abdomen abgeflacht. Dabei wird Luft aus den Tracheen gepreßt und auf diese Weise aktiv ausgeatmet.

4.4. Tergo-pleurale Muskulatur (Tab. 1)

Die Tergo-pleural-Muskulatur bildet in der Regel eine dichte Schicht aus kurzen Muskelfasern, die von der Stigmenöffnung bis zum caudalen Segmentende reichen. Bei *Carausius morosus* jedoch bildet der caudale Teil eine getrennte Muskelgruppe (L3 t-p), die durch einen schmalen Spalt von der L2 t-p-Gruppe abgesetzt ist (Abb. 6). Das zeigen auch die Ergebnisse von MARQUARDT (1940). JEZIORSKI (1918) differenziert dagegen nicht zwischen L2 t-p und L3 t-p.

Bei *Heteropteryx dilatata* ist die Tergo-pleural-Muskulatur zweischichtig (iL t-p und eL t-p, Abb. 19 und 22). Die Bedeutung dieses Merkmals ist unbekannt.

Wie die tergo-sternalen Muskeln sind auch die tergo-pleuralen Muskeln indirekte Atemmuskeln, die eine Kompression des Abdomens bewirken.

4.5. Pleuro-sternale Muskulatur (Tab. 1)

FORD (1923: 242) gibt an, daß die Pleuro-sternal-Muskeln bei Phasmiden – im Zusammenhang mit den membranösen Pleuren – reduziert sind. Das trifft aber nicht für alle Arten zu. Von den untersuchten Arten ist dieser Muskel bei *Carausius morosus, Extatosoma tiaratum* und *Aplopus cytherea* vorhanden (Abb. 6, 10, 13). Der Pleuro-sternal-Muskel, der ventral von der Stigmenöffnung auf der Pleuralmembran entspringt, ist als Antagonist des Stigmenmuskels am Öffnen des Stigmas beteiligt.

4.6. Stigmenmuskulatur (Tab. 1)

Der Stigmenmuskel ist bei allen Arten vorhanden (Abb. 6, 10, 13, 16, 22). Er fungiert als Stigmenschließer.

4.7. Transversale Muskulatur (Tab. 1)

BEIER schreibt im Handbuch der Zoologie (1968: 28): „Das normale Abdominalsegment hat Längs-, Pleural- und sehr zarte Dorsoventralmuskeln, aber anscheinend niemals Transversalmuskeln." Das ist nicht richtig; im Gegenteil, die dorsalen Transversalmuskeln, die als Herzdilatatoren fungieren, sind in den typischen Hinterleibssegmenten aller untersuchten Arten, außer bei *Diapheromera femorata*, vorhanden. Es bleibt nachzuprüfen, ob die dorsalen Transversalmuskeln (Flügelmuskeln) bei *Diapheromera femorata* wirklich fehlen, oder ob FORD diese Muskeln bei der Präparation übersehen hat.

Nach MAKI (1935) fehlt bei *Megacrania tsudai* im 1. Abdominalsegment die dorsale Transversalmuskulatur. In diesem Segment ist dagegen die ventrale Transversalmuskulatur ausgebildet.

4.8. Abdominalmuskulatur: Phylogenetische Interpretation und funktionelle Bedeutung

Die Rolle der Muskulatur eines typischen Abdominalsegments von Phasmiden wird in der Literatur unterschiedlich beurteilt. MARQUARDT (1940: 70) schreibt zu *Carausius morosus*: „Die abdominale Muskulatur ist sehr einfach gebaut und kommt dem „simple type" SNODGRASS (1935) nahe, besonders durch die intersegmentale Lage eines Teiles der Seitenmuskulatur und den genau dorsoventralen Verlauf der gesamten Seitenmuskeln."

Allgemeine Aussagen beschränken sich in der Regel auf die Dorsoventralmuskulatur. Für BEIER (1957: 378) ist „. . . die Dorsoventralmuskulatur . . . nur schwach entwickelt." MAKI (1935: 268) gibt dagegen an, daß die laterale Muskulatur eines Abdominalsegments bei Phasmiden stärker spezialisiert ist als bei anderen orthopteroiden Insekten. Nach JEZIORSKI (1918: 812) deutet der diffuse Muskelbelag auf ziemlich primitive Verhältnisse hin. Dagegen stellen die zahlreichen kurzen, parallelen Dorsoventralmuskeln für KRISTENSEN (1975: 23) ein abgeleitetes Merkmal der Phasmiden dar. Auch FORD (1923: 240) geht davon aus, daß die Aufteilung der lateralen Muskulatur in isolierte Fasern ein abgeleiteter Zustand ist, der im Zusammenhang mit der Elongation der Segmente und der Reduktion der Pleuralsklerite steht.

Muskelanatomische Untersuchungen bei Vertretern aller Ordnungen der Polyneoptera zeigen, daß nur innerhalb der Ordnung Phasmida eine deutliche Aufteilung der Lateralmuskulatur in isolierte Fasern auftritt (FORD 1923, SNODGRASS 1935, LA GRECA & RAINONE 1949). Ich schließe mich der Ansicht von FORD (1923) und KRISTENSEN (1975) an, daß dies ein abgeleiteter Merkmalszustand der Phasmiden ist.

Mit der Elongation der Segmente ist nicht nur die Aufteilung der Lateralmuskeln in einzelne Fasern einhergegangen, sondern auch die Verkürzung der Längsmuskulatur. Die einzige Ausnahme ist die ursprüngliche Phasmidengattung *Timema*, die eine durchgehende Längsmuskulatur besitzt. Die Arbeiten von FORD (1923), SNODGRASS (1935) und LA GRECA & RAINONE (1949) zeigen, daß bei keiner weiteren paurometabolen Insektengruppe die Verkürzung der Längsmuskulatur so weit fortgeschritten ist wie bei den Phasmiden. Innerhalb der Phasmiden stellt die Verkürzung der abdominalen Längsmuskeln einen abgeleiteten Merkmalszustand dar.

Funktionell gesehen sind die abdominalen Längsmuskeln Protraktoren, die eine Annäherung der Segmente bewirken. Durch einseitige Kontraktion führt das Abdomen vertikale oder laterale Bewegungen aus. Die Kraft, die der Muskel dabei ausübt,

ist nur von seinem Querschnitt, nicht aber von seiner Länge abhänig. Von der Muskellänge hängt dagegen der maximale Verkürzungsgrad ab. Die Länge der abdominalen Längsmuskulatur bei Phasmiden reicht aus, um die Segmente gegeneinander zu bewegen. Eine Ursache für die Verkürzung der Längsmuskulatur kann in der Gewichtsersparnis liegen, deren Bedeutung für so große Insekten nicht zu unterschätzen ist. Auch bei der Aufspaltung der Lateralmuskulatur in einzelne Fasern hat vermutlich die Gewichtsverminderung eine wichtige Rolle gespielt.

Bei *Eurycantha calcarata* sind die Dorsoventralmuskeln iL2 und eL3 weniger stark als bei anderen untersuchten Phasmiden in einzelne Fasern gegliedert. Auch die dreischichtige dorsale und ventrale Längsmuskulatur ist kompakter als bei den anderen untersuchten Arten. Das kann im Zusammenhang mit der Lebensweise dieser Spezies stehen. *Eurycantha calcarata* ist ein typischer Bodenbewohner, bei dem die Gewichtsverminderung keine so große Rolle spielt wie bei den kletternden Arten.

Neben den genannten Funktionen kommt der Abdominalmuskulatur der Phasmiden noch eine wichtige Rolle bei der Aufrechterhaltung der äußeren Körperform zu. Das Abdomen der Phasmiden kann als freitragende Konstruktion aufgefaßt werden. *Carausius morosus* kann beispielsweise im kataleptischen Zustand den Hinterleib mehr als zwölf Stunden entgegen der Schwerkraft frei in der Luft tragen. Die Tragfähigkeit wird dabei weder durch Innendruck, noch durch exoskeletale Strukturen erreicht, sondern allein durch die muskuläre Verspannung des Abdomens (SAURE 1987).

5. Literatur

BEDFORD, G. O. (1976): Defensive behaviour of the New Guinea stick insect *Eurycantha* (Phasmatodea: Phasmatidae: Eurycanthinae). – Proc. Linn. Soc. N. S. W. **100**: 218–222; Sydney.

BEIER, M. (1957): Orthopteroidea. Ordnung: Cheleutoptera Crampton 1915. – *In*: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches **5** (3) 6/2: 305–454; Leipzig (Geest & Portig).

– (1968): Phasmida (Stab- oder Gespenstheuschrecken). – *In*: M. BEIER (Hrsg.): Handb. Zool. **4** (2) 2/10: 1–56; Berlin (De Gruyter).

BLACKITH, R. E. & R. M. BLACKITH (1968): A numerical taxonomy of orthopteroid insects. – Aust. J. Zool. **16**: 111–131; Melbourne.

BRADLEY, J. C. & B. C. GALIL (1977): The taxonomic arrangement of the Phasmatodea with keys to the subfamilies and tribes. – Proc. ent. Soc. Wash. **79**: 176–208; Washington.

BRUNNER VON WATTENWYL, C. & J. REDTENBACHER (1908): Die Insektenfamilie der Phasmiden. – 589 S., 27 Taf.; Leipzig.

CARBONELL, C. S. (1947): The thorax muscles of the cockroach *Periplaneta americana* (L.). – Smithson. misc. Collns **107** (2): 1–23; Washington.

CHOPARD, L. (1949): Ordre des Cheleutoptères. – *In*: R.-P. GRASSÉ (ed.): Traité de Zoologie **9**: 594–616; Paris.

DU PORTE, E. M. (1920): The muscular system of *Gryllus assimilis* Fabr. (= *pennsylvanicus* Burm.). – Ann. ent. Soc. Am. **13**: 16–52, pls. 1–7; Columbus.

FORD, N. (1923): A comparative study of the abdominal musculature of the orthopteroid insects. – Trans. R. Can. Inst. **14**: 207–319; Toronto.

GRAY. G. R. (1835): Synopsis of the species of insects belonging to the family of Phasmatidae. – 48 pp.; London (Longmans).

GÜNTHER, K. (1953): Über die taxonomische Gliederung und die geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea. – Beitr. Ent. **3**: 541–563; Berlin.

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. – Senckenberg-Buch **49**: 436 S.; Frankfurt/Main (Waldemar Kramer).

HENSON, H. (1952): On the external morphology of the neck and thorax in *Forficula auricularia* L. (Dermaptera). – Trans. R. ent. Soc. Lond. **104**: 25–37; London.

JEZIORSKI, L. (1918): Der Thorax von *Dixippus (Carausius) morosus*. – Z. wiss. Zool. **117**: 727–815, Taf. 17–19; Leipzig.

KARNY, H. H. (1923): Zur Nomenklatur der Phasmiden. – Treubia **3**: 230–242; Buitenzorg, Bogor.

KEVAN, D. K. McE. (1982): Phasmatodea. – *In*: S. P. PARKER (ed.): Synopsis and classification of living organisms: 379–384; New York (McGraw Hill).

KRISTENSEN, N. P. (1975): The phylogeny of hexapod „orders". A critical review of recent accounts. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **13**: 1–44; Hamburg & Berlin.

LA GRECA, M. & A. RAINONE (1949): Il dermascheletro e la muscolatura del l'addome di *Mantis religiosa*. – Ann. Ist. Mus. Zool. **1** (5): 1–43; Neapel.

LEACH, W. E. (1815): Orthoptera. – Zool. Misc. **2**; London.

LINNÉ, C. VON (1758): Systema naturae. – 10. ed. – Insects: **1**: 425 S.; Leipzig (J. F. Gmelin).

– (1788–1793): Systema naturae. – 13. ed., 3 vol. – Insects: **1** (4): 1517–2224; Leipzig (J. F. Gmelin).

MAKI, T. (1935): A study of the musculature of the Phasmid *Megacrania tsudai* Shiraki. – Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku imp. Univ. **12**: 181–279; Formosa.

MARQUARDT, F. (1940)[2]: Beiträge zur Anatomie der Muskulatur und der peripheren Nerven von *Carausius (Dixippus) morosus*. – Zool. Jb. (Anat.) **66**: 63–128; Jena.

MIALL, L. C. & A. DENNY (1886): The structure and life-history of the cockroach (*Periplaneta orientalis*). An introduction to the study of insects. – 224 pp.; London (Lovell, Reeve & Co.).

RÄHLE, W. (1970): Untersuchungen an Kopf und Prothorax von *Embia ramburi* Rimsky-Korsakow 1906 (Embioptera, Embiidae). – Zool. Jb. (Anat.) **87**: 248–330; Jena.

RAGGE, D. R. (1955): The wing-venation of the Orthoptera saltatoria, with notes on Dictyopteran wing-venation. – Trans. R. ent. Soc. Lond. **106**: 375–392; London.

ROSS, H. H. (1965): A textbook of entomology. – 539 pp.; New York (J. Wiley).

SAURE, C. (1987): Vergleichende muskelanatomische und biostatische Untersuchungen am Hinterleib von Phasmida (Insecta). – Unveröffentlichte Diplomarbeit, Fakultät für Biologie, Univ. Tübingen: 99 S.; Tübingen.

SNODGRASS, R. E. (1931): Morphology of the insect abdomen. – Smithson. misc. Collns **85** (6): 1–128; Washington.

– (1935): The abdominal mechanisms of a grasshopper. – Smithson. misc. Collns **94** (6): 1–89; Washington.

STÅL, C. (1875): Recherches sur le système des Phasmides. – Bih. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. **2** (17): 1–19; Stockholm.

STOLL, C. (1787): Représentation exactement colorée d'après nature des Spèctres ou Phasmes, des Mantes etc. – Amsterdam (J. C. Sepp).

STRENGER, A. (1942): Funktionelle Analyse des Orthopterenkopfes. – Zool. Jb. (Syst.) **75**: 1–72; Jena.

VOSS, F. (1905): Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels). II–IV. – Z. wiss. Zool. **78**: 355–521, 645–759; Leipzig.

– (1912): Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels). V. – Z. wiss. Zool. **100**: 589–834 und **101**: 445–578; Leipzig.

WALKER, E. M. (1933): On the anatomy of *Grylloblatta campodeiformis* Walker. 2. Comparison of head with those of other orthopteroid insects. – Ann. ent. Soc. Am. **26**: 309–337, 7 pls.; Columbus.

WESTWOOD, J. O. (1859): Catalogues of Orthoptera in the British Museum. I. Phasmidae. – 195 pp., 48 pls.; London.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. CHRISTOPH SAURE, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

---

[2] Anmerkung nach Fertigstellung der Arbeit: Statt MARQUARDT (1940) muß es hier und im gesamten übrigen Text heißen: MARQUARDT (**1939**).

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 414	30 S.	Stuttgart, 1. 6. 1988

Die Mundwerkzeuge von *Proscolia spectator* Day (Hymenoptera: Aculeata). Ein Beitrag zur Phylogenie der „Scolioidea"

The Mouthparts of *Proscolia spectator* Day (Hymenoptera: Aculeata). A Contribution to Phylogenetic Relationships of "Scolioidea"

Von Till Osten, Stuttgart

Mit 12 Tafeln und 1 Abbildung

SMITHSONIAN
JAN 1 1989
LIBRARIES

Summary

The present publication is a critical revision of the taxon Proscoliinae founded by Rasnitsyn (1977) and confirmed by Day (1981). The investigations were concentrated on the mouthparts. The results are compared with those on other "Scolioidea" (Scoliidae, Tiphiinae, Anthoboscinae, Myzininae, Bradynobaeninae, Methochinae, Brachycistidinae, Myrmosinae, Thynninae, Mutillidae, Sapygidae). Special attention is paid to the genera *Colpa* Dufour (Scoliidae, Campsomerinae), *Meria* Illiger (Myzininae) (Chapter 3.) and *Cosila* Guérin (Anthoboscinae) (Chapter 4). A closer relationship between Myzininae and Scoliidae is probable. There are also corresponding morphological characters in *Proscolia* and Anthoboscinae. No synapomorphies could be discovered for *Proscolia* and the Scoliidae. *Proscolia* and the Scoliidae are united only by symplesiomorphies. In addition to the structure of the head and the mouthparts some morphological characters of the mesosoma (meso- and metasternum) of some "Scolioidea" are compared with each other (Chapter 5.). A cladogramm in the sense of Hennig is suggested. According to this, a closer relationship between Proscoliinae and the Scoliinae is not existing, and thus their uniting in the Scoliidae is not justified.

Zusammenfassung

Die Arbeit setzt sich kritisch mit dem 1977 von Rasnitsyn begründeten und 1981 von Day bestätigten Taxon Proscoliinae auseinander. Untersucht wurden die Mundwerkzeuge von *Proscolia spectator* Day. Die Ergebnisse werden mit denen anderer „Scolioidea" verglichen (Scoliidae, Tiphiinae, Anthoboscinae, Myzininae, Bradynobaeninae, Methochinae, Brachycistidinae, Myrmosinae, Thynninae, Mutillidae, Sapygidae). Besondere Beachtung finden die Gattungen *Colpa* Dufour (Scoliidae, Campsomerinae), *Meria* Illiger (Myzininae) (Kap. 3.) und *Cosila* Guérin (Anthoboscinae) (Kap. 4.). Eine nähere Verwandtschaft zwischen Myzininae und Scoliidae ist wahrscheinlich. Ebenso bestehen Übereinstimmungen zwischen *Proscolia* und den Anthoboscinae. Synapomorphien für *Proscolia* und Scoliidae können nicht entdeckt werden. Die Ver-

einigung von *Proscolia* und Scoliidae beruht auf Plesiomorphien. Neben dem Bau von Kopfkapsel und Mundwerkzeugen werden auch einige morphologische Strukturen des Mesosomas (Meso- und Metasternum) bei einzelnen „Scolioidea" miteinander verglichen (Kap. 5.). Ein Kladogramm sensu HENNIG wird vorgeschlagen. Eine nähere Verwandtschaft und somit eine taxonomische Gliederung der Scoliidae in Proscoliinae und Scoliinae besteht danach nicht.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material und Fundortbeschreibungen 4
2.1. Material 4
2.2. Fundortbeschreibungen 4
3. Vergleichende Morphologie von *Proscolia spectator* Day 5
3.1. Kopf- und Augenform 5
3.2. Mundfeld (Mf) 6
3.3. Mandibeln (Md) 7
3.4. Clypeus, Labrum, Epipharynx (Cl, Lbr, Epi) 7
3.5. Labio-Maxillar-Komplex (LMK) 9
4. Anthoboscinae (*Cosila chilensis* Guér.) 11
5. Diskussion 13
6. Verzeichnis der Abkürzungen und der berücksichtigten Kopfmuskeln 16
6.1. Abkürzungen 16
6.2. Berücksichtigte Kopfmuskulatur 17
7. Literatur 17
Tafeln 1–12 19

1. Einleitung

Die systematische und taxonomische Abgrenzung der als Überfamilien bezeichneten Kategorien der Hymenoptera bringt bei den meisten Gruppen nur noch wenige Diskussionen hervor. Anders ist die Situation bei den als „Scolioidea" bezeichneten Hymenoptera. Immer wieder sind Versuche unternommen worden, diese als ursprünglich anzusehende Wespengruppe, morphologisch aber auch ethologisch (MALYSHEV 1968) zu definieren und die einzelnen zugehörigen Familien gegeneinander abzugrenzen.

Da schon der taxonomische Begriff „Scolioidea" keine definitiv klärenden Kriterien zu seiner Rechtfertigung von den einzelnen Autoren erkennen läßt, schwankt die Zahl und Zusammenstellung der dazugehörigen Einzelfamilien (OSTEN 1982). Die zum Teil synonym verwendeten Begriffe – Scolioidea – Heterogyna oder Heterogynaidea-Heterogynoidea – haben durch die Arbeiten von NAGY (1969, 1970), DAY (1984) und ARGAMAN (1985) weitere Unsicherheiten hervorgebracht. Klärend und für die Begründung und Definition dieser Gruppierung verbindlich sollten die Arbeiten von BÖRNER (1919), PATE (1947), BROTHERS (1975), KÖNIGSMANN (1978) und RASNITSYN (1980) sein. Darüber hinaus wollen diese Arbeiten die phylogenetischen Fragen, also das Schwestergruppenverhältnis der Einzelgruppen untereinander und die des Gesamtkomplexes „Scolioidea" zu anderen Gruppen (beispielsweise Scoliidae-Vespoidea nach BROTHERS 1975, CARPENTER 1982, PIEK 1987) beantworten. Ergebnis ist die allgemeine Übereinstimmung, daß die „Scolioidea" nicht monophyletisch sind.

Darüber hinaus gilt die allgemeine Ansicht, daß die Scoliidae und wohl auch die Gruppe der Mutillidae monophyletisch sind. Die Abgrenzung der Tiphiidae s. l. ist

weit schwieriger. Nach PATE (1947) umfassen sie die Gruppe der Tiphiinae, Myzininae, Methochinae, Myrmosinae, Brachycistidinae, Bradynobaeninae, Anthoboscinae und Thynninae. Formal folge ich in dieser Arbeit der Auffassung von PATE. Ebenso ist die Verwandtschaft der Tiphiidae s.l. zu den übrigen „Scoliodea" problematisch. In jüngster Zeit hat GENISE (1986) versucht, die Stellung der Bradynobaenidae (-inae) innerhalb der Aculeata zu klären. Für die Sapygidae kann kaum nähere Verwandtschaft mit den Scoliidae angenommen werden. BROTHERS (1975) nimmt dafür Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Mutilliden und Sapygiden an.

Die bisher unternommenen Versuche der systematischen Gliederung der „Scolioidea" und ihrer Einzelgruppen kranken oftmals an der Tatsache, daß bei der Beweisführung der Gruppenzugehörigkeit vornehmlich Plesiomorphien zusammengetragen werden. Gedanklich scheint dieser Vorgang zwingend, handelt es sich doch um eine ursprüngliche Wespen-Gruppe, deren Vertreter in puncto Lebensweise – grabende Tätigkeit, Parasitismus – viele Ähnlichkeiten besitzen. So hat statt einer konsequent phylogenetischen Argumentation sensu HENNIG oft eine typologische Betrachtungsweise den Vorrang behalten.

In den Bearbeitungen von BROTHERS (1975) und KÖNIGSMANN (1978) werden Apomorphien etwa für die Scoliidae herausgearbeitet. Demgegenüber zeigt die Darstellung beispielsweise von BRADLEY (1950) eine Häufung von „archetypischen" Merkmalen für die (dann unbefriedigende) Konstituierung der Campsomerinae innerhalb der Scoliidae.

Sowohl die Beschreibung von *Proscolia archaica* durch RASNITSYN (1977) und die damit verbundene systematische Betrachtung der Scoliidae und Tiphiidae s.l., als auch die Bearbeitung von *Proscolia spectator* Day durch DAY et alii (1981) hat die Diskussion um die Systematik der Scoliidae neuen Stoff geliefert.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich weitgehend auf eine vergleichende Untersuchung der Kopfkapsel mit ihren Mundwerkzeugen (Mwz) von *Proscolia spectator* und den von BRADLEY (1950) als ursprünglich angesehenen Campsomerinae (Scoliidae) auf der einen Seite, und Vertretern der Tiphiidae s.l. (PATE 1947) auf der anderen Seite. Darüber hinaus wurden auch Mutillidae und Sapygidae in die vergleichende Betrachtung aufgenommen. Grundlage für diese Arbeit waren die Untersuchungen von DAY (1981), RASNITSYN (1977) und meine eigenen Ergebnisse (OSTEN 1982).

Für die Ausleihe und teilweise Überlassung von Material danke ich sehr herzlich den Herren Dr. M. C. DAY (Brit. Mus. Nat. Hist., London), E. DILLER (Zool. Staatss. München), Dr. H.-P. TSCHORSNIG (Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart), Dr. W. LINSENMAIER (Ebikon, Schweiz) und Dr. T. GRISWOLD (Logan, U.S.A.). Den Herren Dr. J. HAMON (Gaillard, Frankreich), Dr. V. V. GORBATOVSKI (Academy of Sciences, Moskau) und Dr. B. PETERSEN (Zool. Mus. Kopenhagen) danke ich für die Bestimmung von Scoliidae, Myzininae und Mutillidae. Ganz besonders danke ich Herrn Dr. K. BENEŠ (Prag) für die Übersetzung des russischen Textes von Dr. A. P. RASNITSYN. Frau D. LAKEBERG (Frankfurt) hat mich tatkräftig beim Sammeln der Wespen in Griechenland unterstützt. Darüber hinaus übernahm sie die Bestimmung der Pflanzen. Herrn Dr. W. SCHAWALLER (Staatl. Mus. Naturk. Stuttgart) danke ich für die Bestimmung der Käfer.

2. Material und Fundortbeschreibungen

2.1. Material

Liste der untersuchten Arten

Proscoliinae
Proscolia spectator Day

Scoliidae

Campsomerinae
Colpa interrupta (F.)
Colpa quinquecincta (F.)

Scoliinae
Megascolia flavifrons (F.)
Scolia hirta Schrank

Tiphiidae

Tiphiinae
Epomidiopteron julii Romand
Tiphia femorata F.
Tiphia morio F.

Anthoboscinae
Cosila chilensis Guér.

Myzininae
Elis spec.
Meria lineata Sichel
Meria tripunctata Rossi
Meria geniculata Brullé
Myzinum quinquecinctum (F.)

Bradynobaeninae
Apterogyna schultzei André
Bradynobaenus gayi Spin.

Methochinae
Methoca ichneumonides Latr.

Brachycistidinae
Brachycistis carinata Fox

Myrmosinae
Myrmosa melanocephala (F.)

Thynninae
Hemithynnus crinitus Turn.

Mutillidae
Myrmilla capitata (Luc.)
Mutilla europaea L.
Ronisia barbara (L.)
Tropidotilla littoralis (Pet.)
Dasylabris maura (L.)

Sapygidae
Sapyga clavicornis L.
Sapyga quinquepunctata F.

2.2. Fundortbeschreibungen

Als Fundortangabe und Sammelanleitung für *Proscolia spectator* diente mir die detaillierte Beschreibung von Day et alii (1981). Während ihres Aufenthaltes vom 4. 7.–11. 7. 1979 in Olympia, Peleponnes (Griechenland) fingen Day, Else & Morgan etwa 85 Tiere (♂, ♀), deren Mandibeln schon stärker abgenutzt waren. Daraus schlossen sie, daß die Hauptaktivitätsphase einige Wochen vor diesem Zeitpunkt liegen müsse.

Andererseits würde bei einem Besuch von Olympia im Frühjahr auch die Möglichkeit bestehen, genaueres über den Wirt von *Proscolia* zu erfahren. Mit Unterstützung von Frau D. Lakeberg (Frankfurt) sammelte ich an der angegebenen Stelle vom 19.–22. 6. 1986 und vom 5.–7. 7. 1986.

Während *Megascolia flavifrons* (F.), *Scolia fallax* Eversm., *Scolia galbula* (Pallas), *Scolia fuciformis* (Scop.), *Scolia sexmaculata* (Müller), *Colpa interrupta* (F.), *Colpa quinquecincta* (F.) und Tiere der Gattung *Meria* (Myzinidae) an dieser Stelle recht zahlreich erbeutet werden konnten, fingen wir in demselben Zeitraum nur 2 ♀♀ von *Proscolia spectator*. Die Ursachen für diese spärliche Ausbeute sind schwer zu ergründen. Der Sommer 1986 war sehr früh sehr heiß, was auf die Vegetation und somit auch auf den unbekannten Wirt von *Proscolia* Wirkung gehabt haben kann. Nach Überlegungen von Day (brieflich) können auch die „Pflegemaßnahmen" in Form von Herbiziden rund um die antiken Anlagen von Olympia Einfluß auf die Fauna genommen haben. Als mögliche Wirte, genauer deren Larven, kommen folgende Scarabaeiden in Betracht: *Pentodon idiota, Cetonia aurata, Potosia angustata, Anisoplia* spec. Diese Arten flogen recht zahlreich in den Mittagsstunden über die Wiesen der Rennbahn.

Alle ♀♀ der beobachteten Scoliiden-Arten waren in der heißen Mittagszeit damit beschäftigt, die schon rissige Erde nach möglichen Wirten zu untersuchen. Die ♂♂ suchten in der gleichen Zeit im Flachflug nach artgleichen ♀♀. Hierbei scheint es zu Verwechslungen kommen zu können, indem sich ♂♂ auf artfremde ♀♀ stürzen. Auch die beobachteten ♂♂ der Myziniden veranstalteten sehr schnelle Suchflüge. Mehrfach konnten die ♂♂ der Gattung *Meria* an den Blüten

von Gräsern beobachtet werden. [*Cynodon dactylon, Avena sterilis* (Poaceae)]. Ob in dem Moment wirklich eine Pollenaufnahme stattfand, konnte nicht einwandfrei geklärt werden. über die Ausbildung der Mwz und der möglichen Nahrungsaufnahme wird berichtet (Kap. 3.5.).

Ergänzend zum Fundort von *Proscolia spectator* kann noch folgendes gesagt werden: Die Angabe von Day et alii (1981) „Südseite des alten Stadions von Olympia" ist schon exakt. Dennoch wurde die Mehrzahl der Scoliiden gleich am Eingang zum Stadion beobachtet, obgleich gerade dort die Touristenmassen zu kurzer Bewunderung der Altertümer verweilen. Der Grund für das gehäufte Vorkommen von Insekten gerade an dieser Stelle ist ein leicht tröpfelnder Wasserhahn, der auf einigen Quadratmetern auch im Sommer noch den Boden feucht hält und somit für die Wespen als auch deren Wirte (Käferlarven) attraktiv ist. Dominierende Blütenplanzen an dieser Stelle ist *Medicago sativa*. Ein größeres Feld mit *Thymus capitatus, Echium italicum* und *Rubus fruticosus*, verstreut auch *Centaurium tenuifolium, Delphinium hellenicum* und *Sideritis romana* genau am gegenüberliegenden Ende des Stadions gelegen, besaß für viele Wespen- und Bienen-Arten ebenfalls große Anziehungskraft. Zwischen diesen beiden Zonen sahen wir nur wenige Scoliiden.

Während der Fertigstellung der vorliegenden Arbeit unternahm ich eine Reise nach Anatolien (11. 6.–9. 7. 1987), unter anderem mit dem Ziel, eventuell weitere Vertreter der Gattung *Proscolia* zu erbeuten – leider ohne Erfolg. Untersucht wurden die in der Literatur (Day et alii 1981) angegebenen Fundorte: „Turkey, Emirgöl, 4. 7. 1939, 1 ♀, F. S. Bodenheimer". Dieser Fundort liegt etwa 25 km südlich von Ankara. Das dort erbeutete, recht beschädigte ♀ von *Proscolia spectator* befindet sich im B.M.N.H. (London), (Day et alli 1981).

Da mir der Zugang zum Fundort von *Proscolia archaica*, „Arazdayan, 15. 7. 1961, Armenische S.S.R.", nicht möglich war, untersuchte ich das Gelände auf der türkischen Seite, nur wenige Kilometer von Arazdayan entfernt, ebenfalls am Grenzfluß Aras gelegen. Das Gelände zu Füßen des Ararat ist sandiges Schwemmland, das auf türkischer Seite landwirtschaftlich stark genutzt wird. Die Fakultät für Landwirtschaft der Atatürk Universität in Erzurum (Ost-Türkei) unter Leitung von Prof. H. Ötzbek besitzt in ihrer, für die Türkei einmaligen Hymenopteren-Sammlung kein Exemplar von *Proscolia*, wie ich mich persönlich überzeugen konnte.

Überraschenderweise konnte ich in der Sammlung von Herrn W. Linsenmaier (Ebikon, Schweiz) ein Exemplar (♀) von *Proscolia spectator* entdecken. Die Angaben: „Graecia, Preveza, 30. 6. 61, leg. Linsenmaier". Nach Auskunft von Herrn Linsenmaier fing er das Tier in der Nähe der dortigen türkischen Festung. Es ist somit der zweite bisher bekannte Fundort für *Proscolia spectator* (in Griechenland). Preveza liegt etwa auf demselben Breitengrad (39° N) wie Arazdayan (Armenien), dem einzigen bisher bekannten Fundort von *Proscolia archaica*.

3. Vergleichende Morphologie von *Proscolia spectator* Day

Sowohl in den Arbeiten von Rasnitsyn (1977, 1980) als auch in der von Day et alii (1981) befinden sich genaue Zeichnungen und ein Foto (Rasnitsyn) sowohl von *Proscolia archaica* als auch von *Pr. spectator*. Durch mehrere Detailzeichnungen wird ein gutes Bild von der äußeren Morphologie von *Proscolia* vermittelt. In der Arbeit von Rasnitsyn (1977) wird auch schematisch und sehr klein der Labiomaxillarkomplex (LMK) von *Pr. archaica* ♂ angedeutet. Ich hatte mir zur Aufgabe gemacht, gerade diese Struktur genauer zu untersuchen und sie mit der anderer „Scolioidea" zu vergleichen, bildet doch der LMK eine auffällige Synapomorphie für die Hymenoptera (Königsmann 1976).

3.1. Kopf- und Augenform

Ausmaße und Form der Kopfkapsel von *Pr. spectator* als auch ihre Strukturierung und Behaarung ähneln den untersuchten Arten der Gattung *Meria* (*M. lineata, M. tripunctata, M. geniculata*). Eine Area frontalis, wie sie mehr oder weniger deutlich bei den Scoliidae auftritt (Steijnberg 1962), fehlt bei *Proscolia* und auch bei *Meria*. Inwieweit das Fehlen der Area frontalis bei *Proscolia* als ursprünglich oder abgeleitet angese-

hen werden muß, ist schwer zu beurteilen, da sie auch bei anderen Aculeata auftritt (Formicidae) oder fehlt (Vespidae) (Taf. 1, Fig. 4, Taf. 2, Fig. 2, Taf. 3, Fig. 2).

Auch in der Form der Komplexaugen zeigen *Proscolia* und *Meria* weitgehende Übereinstimmung. Während die Augen der ♂♂ von *Proscolia* leicht rheniform sind, zeigen deren ♀♀ nur eine schwache konkave Einbuchtung des oberen Augenrandes. Bei den ♀♀ der Gattung *Meria* ist auch diese Einbuchtung kaum wahrnehmbar (Taf. 1, Fig. 1, 2).

Alle Scoliidae zeigen (wie die Vespidae) in beiden Geschlechtern stark rheniforme Komplexaugen. Aber auch Sapygidae, einige Mutillidae (*Rhopalomutilla*; BROTHERS 1975) und einige Anthoboscinae besitzen rheniforme Komplexaugen. Nach der Auffassung von HANDLIRSCH (1933–1936: S. 990) sind „die Augen – der Scoliinae – noch ausgesprochen nierenförmig".

Natürlich soll nicht in Frage gestellt werden, daß der ursprüngliche Zustand der Augenform bei den Hymenoptera rund bis oval ist und stark rheniforme Augen einen abgeleiteten Zustand darstellen. Demgegenüber hält BROTHERS (1975) einen konkaven oberen Augenrand für ursprünglich. Geht man von der vielfach bestätigten Erkenntnis aus, daß bei den Hymenopteren die ♂♂ den ursprünglicheren Zustand bewahrt haben und die ♀♀ die mehr abgeleitete Situation vorführen, dann repräsentieren die ovalen oder fast ovalen Augen bei den ♀♀ von *Proscolia* und auch *Meria* die abgeleitete Situation gegenüber deren ♂♂ und den stark rheniformen Augen der Scoliidae. Die Augenform der ♀♀ von *Proscolia* aber auch von *Meria* wäre dann als sekundär oval anzusehen.

Die Aussage von DAY et alii (1981), die Augen der Proscoliinae seien im Gegensatz zu den Scollinae nicht rheniform, stimmt dann bei genauer Betrachtung nur bedingt für die als abgeleitet anzusehenden ♀♀. In Bezug auf die Augenform wären die Proscoliinae gegenüber den Scoliinae demnach apomorph.

3.2. Mundfeld (Mf)

Seit der Arbeit von BÖRNER (1919) bis hin zur umfassenden Darstellung von KÖNIGSMANN (1978) wird als gruppenkonstituierendes Merkmal für die Scoliidae angegeben: „Die Mandibelbuchten sind von der Mundhöhle getrennt" (KÖNIGSMANN 1978: 388). In meiner Untersuchung über die Kopfkapsel und die Mundwerkzeuge ausgewählter „Scolioidea" (OSTEN 1982) konnte ich nachweisen, daß dieses Merkmal nur für die ♀♀ gilt. Die ♂♂ zeigen eindeutig die plesiomorphe Ausgestaltung dieses Kopfbereiches: Bei ihnen gehen Mandibelloch (Mdl) und Mundfeld (Mf) in einander über; Hypostomalbrücken (Kopfspangen: ULRICH 1924) fehlen (Taf. 2, Fig. 1). Auffällig ist hier die Übereinstimmung mit den Myziniden. Auch die Myzininae besitzen diesen so auffälligen Sexualdimorphismus (Taf. 2, Fig. 3). Auf die Situation bei weiteren „Scolioidea" wird eingegangen (Kap. 4 und 5).

Wenn nun RASNITSYN (1977) für das einzige bis zu diesem Zeitpunkt gefundene Exemplar von *Proscolia archaica*, einem ♂, als charakteristisches Merkmal für die Proscoliinae anführt, daß das Mundfeld offen mit dem Mandibelloch in Verbindung stehe, so führt er ein Merkmal an, das keineswegs allein für diese Gruppe spricht und darüber hinaus noch mit Sicherheit eine Plesiomorphie darstellt.

Meine Untersuchungen sowohl an ♂♂ als auch an ♀♀ ergaben, daß *Proscolia spectator* in beiden Geschlechtern den ursprünglichen Zustand zeigt, in dem Mundfeld und Mandibelloch miteinander offen verbunden sind (Taf. 2, Fig. 2, Taf. 3, Fig. 2, 3).

3.3. Mandibeln (Md)

Die Mandibeln von *Proscolia spectator* sind im Vergleich zu Vertretern der Scoliidae recht schlank und stark gebogen. Sie besitzen wie bei den Scoliidae einen kräftigen Subapikalzahn und einen schlanken Apikalzahn. Die Mandibeln der Gattung *Meria* sind ähnlich gestaltet. Der Unterschied zwischen ♂ und ♀ ist nur gering.

Auffällig ist die Artikulierung der Mandibel von *Proscolia* in der Kopfkapsel. Während bei den Mandibeln der Scoliidae deutlich eine Gelenkpfanne (Gpf) und eine Gelenkkugel (Gk) zu erkennen ist, besitzt *Pr. spectator* zwei Gelenkpfannen. Die Funktion der kleineren Gelenkpfanne konnte von mir nicht befriedigend gedeutet werden (Taf. 5, Fig. 1, 2). In der Gelenkstelle der Kopfkapsel ist nur eine Gelenkkugel zu erkennen, die zweite Gelenkpfanne besitzt kein Widerlager in der Kopfkapsel. Dennoch ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß diese Doppelpfanne bei der gleichmäßigen Führung der Mandibel während der Bewegungsphase eine Rolle spielt. Die Verbindung der hypostomalen Bögen, also die Trennung von Mandibelloch und Mundfeld wurde von mir (Osten 1982) ohnehin funktionsmorphologisch so gedeutet, daß sie bei der Grabtätigkeit der ♀♀ im Erdreich stabilisierend für die arbeitenden Mandibeln wirkt. Darüber hinaus wurde dieser Brücke eine Schutzfunktion zugeschrieben. Da bei *Proscolia* (♂ und ♀) die Mandibel in Richtung auf das Mundfeld nicht durch eine Spange gehalten wird, deute ich die Doppelpfanne als eine zusätzliche Sicherung für die korrekte Mandibelbewegung. Die Mandibeln lassen sich präparativ nur schwer aus ihrer Gelenkung heraushebeln.

Eine Doppelgelenkung wie oben beschrieben fehlt den von mir untersuchten Arten der Gattung *Meria* (Taf. 5, Fig. 3) und den Scoliidae. Die Doppelpfanne stellt für *Proscolia* eine Apomorphie dar. Auf die Doppelpfanne der Anthobosciden wird eingegangen (Kap. 4).

3.4. Clypeus, Labrum, Epipharynx (Cl, Lbr, Epi)

Die Ausbildung des Clypeus bei *Proscolia spectator* zeigt keine Besonderheiten, die nicht auch bei Vertretern von Scoliidae und Myzinidae anzutreffen wären. Auffällig ist die deutliche Trennung in der Transversalebene zwischen einem kräftigen, stark skulpturierten proximalen Teil und einem dünnen, glatten distalen Teil. Der Clypeus der ♂♂ ist etwas länger als der der ♀♀ (Day et alii 1981: Fig. 3, 7). Auf das Fehlen der Area frontalis wurde hingewiesen.

Bemerkenswert ist die Gestalt des Labrum von *Proscolia*. Seine spezifische Form bei den unterschiedlichen Vertretern der „Scolioidea" kann nur im Zusammenhang mit der Morphologie der übrigen zur Nahrungsaufnahme dienenden Mundwerkzeuge gesehen werden. Aufgabe des Labrum ist der Schutz bestimmter häutiger Partien der Mwz während der Nahrungsaufnahme und in der Ruhepause. Arten, die einen weit vorstreckbaren Labiomaxillarkomplex (LMK) besitzen, haben ein großflächiges Labrum (Scoliidae). Arten mit nur sehr kurzen Mwz besitzen ein schmales Labrum (Mutillidae).

Das Labrum der Scoliidae hat die Form eines Halbkreises, dessen gebogener Teil in der Mitte eine leichte Einbuchtung hat. Man kann einen dünnen, durchscheinenden, distalen Teil und einen stärker sklerotisierten, proximalen Teil unterscheiden. An der Grenzlinie verläuft ein Borstenkranz, dessen Einzelborsten in wohlgeordneten Abständen in einer Reihe stehen. Im Mittelteil befindet sich eine kleine Aussparung

ohne Borsten. Das Labrum ist an der Kante der Borstenreihe zur Kopfkapsel hin leicht geknickt (Taf. 7, Fig. 8).

Proscolia spectator (♀ und ♂) besitzt ein trapezförmiges Labrum, dessen Vorderrand ebenfalls leicht eingebuchtet ist. Eine Zweiteilung in einen vorderen und einen hinteren Teil besteht nicht. Der Vorderteil scheint zu fehlen, da der Borstenkranz sich direkt am Außenrand befindet. Die Borsten stehen in einer ungeordneten Reihe. Borstenhaare inserieren verstreut auf dem Labrum (Taf. 6, Fig. 1).

Die Ausbildung des Labrum bei *Meria* zeigt eine Art Zwischenstellung gekoppelt mit einem Sexualdimorphismus (alle Myzininae ?). Den Geschlechtern gemeinsam ist die kurze, breite Form des Labrum. Die ♀♀ lassen eine deutliche Trennung in der Transversalebene in einen dünnen und stark sklerotisierten Teil erkennen. Auf deren Grenze steht wie bei den Scoliidae eine wohlgeordnete Borstenreihe. Der distale Teil des Labrum besitzt an seinem Außenrand einen Kranz von feinen Borstenhaaren (fehlt bei den Scoliidae). Auch die ♂♂ von *Meria* zeigen eine Zweiteilung des Labrum, wobei der proximale Teil sehr kräftig sklerotisiert ist. Ein geordneter Borstenkranz fehlt aber. Dafür besitzen sie am Außenrand des Labrum einen buschigen Kranz unterschiedlich langer Borsten. Dieser Zustand bei den ♂♂ von *Meria* wird von mir als der ursprünglichere angesehen, während ich die deutliche Zweiteilung des Labrum bei den ♀♀ von *Meria* und die in einer Reihe stehenden Borsten für den abgeleiteten, also apomorphen Zustand halte (Taf. 6, Fig. 5, 6).

Auch in Form und Strukturierung des Epipharynx (Epi) weicht *Proscolia spectator* erheblich von allen Scoliidae ab. Letztere besitzen einen langausgezogenen, spitzzulaufenden Epipharynx. Ein System von Wülsten und Rillen, das Epipharynx-Stützgerüst, dient bei den Scoliidae als Abstandhalter zum morphologischen Gegenstück, dem Hypopharynx (Hyp.) Auf dem Epipharynx erkennt man zwei Arten von Sinneskegeln (Sk): spitz- und stumpfzusammenlaufende. Deutlich sieht man Bezirke, auf denen feine Borstenhaare in Reihen angeordnet sind, und Bereiche – in der Mitte und am Rande des Epipharynx – auf denen die Borsten keine systematische Anordnung erkennen lassen (Taf. 7, Fig. 9, 10).

Proscolia spectator besitzt demgegenüber nur stumpf zulaufende Sinneskegel auf dem Epipharynx. Sie sind auf einen ganz bestimmten Bereich konzentriert. Die Borsten auf dem Epipharynx sind in kammartige Einzelportionen zusammengefaßt, deren Mittelborsten erheblich kräftiger und länger sind als die Randborsten. Diese Borstenkämme (Ebk) erinnern in ihrer Form an die Radulazähne mancher Schnecken. Die einzelnen Kämme stehen nicht in einer Reihe, sondern sind wabenartig untereinander vernetzt. Zum Rand hin lösen sich die Borstenkämme langsam in Einzelborsten auf.

Die Leserichtung der Entstehung dieser Strukturen ist schwer zu entscheiden. Ob die Borstenkämme aus den Einzelborsten hervorgegangen sind und somit aufgegabelte Einzelborsten darstellen, oder eine Bündelung von Einzelborsten sind, konnte ich nicht klären.

Diese morphologische Strukturierung ist der der Gattung *Meria* sehr ähnlich. Auch bei *Meria* finden sich Borstenkämme in einer wabenartigen Vernetzung. Nur ist bei ihnen die zentrale Mittelborste erheblich länger, während die Seitenborsten des Kammes untereinander sehr gleichförmig sind. Eine graduelle Abstufung der Haarlängen fehlt (Taf. 6, Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7).

Zusammenfassend kann man sagen, daß der Epipharynx der Scoliidae stärker spezialisiert ist als derjenige von *Proscolia*. Das wird deutlich an der Gesamtform, dem Stützgerüst und den zwei Arten von Sinneskegeln. Demgegenüber zeigen *Proscolia*

und *Meria* durch ihre spezialisierten Borstenkämme Sonderbildungen. In diesem Fall kann aber nicht von einer Synapomorphie für *Proscolia* und *Meria* gesprochen werden, da auch andere Vertreter der „Scolioidea" (zum Beispiel Mutillidae) diese netzartige Struktur der Borstenkränze besitzen. Ob dieses Merkmal für alle „Scolioidea" außer den Scoliidae zutrifft, muß erst noch untersucht werden. In diesem Falle wäre dann von einem Verlust oder einer Umwandlung der Borstenkämme bei den Scoliidae zu sprechen.

3.5. Labio-Maxillar-Komplex (LMK)

Ohne Zweifel, stellt der LMK eine sehr gut gesicherte Synapomorphie für die Hymenopteren allgemein dar. Damit ist dieses Merkmal natürlich auch für die Scoliidae vorhanden. Neben der rein morphologischen Beschreibung (Micha 1927, Betrem 1928, Steijnberg 1962) konnte von mir auch die Arbeitsweise in vivo untersucht werden (Osten 1982)

Die abgeleitete Rüsselbildung der Scoliidae, hervorgerufen durch eine starke Verlängerung des Praementum-Bereiches und der Lacinia (Lac), kombiniert mit der auffälligen Verlängerung von Glossa (Gl) und Paraglossa (Pgl), verlangt einen ganz spezifischen Bewegungsablauf während der Nahrungsaufnahme. Glossa und Paraglossa werden, nachdem sich ihre Borsten mit Nahrungssaft vollgesogen haben, fingerhandschuhartig in den basalen Bereich des Praementum eingezogen. Anschließend wird die Lacinia durch dorso-ventrale Muskeln (M6) gegen das Mentumdach (Mtd) gezogen. Dabei wird der Nahrungssaft aus den Borstenfeldern der Glossa gepreßt. Über den zungenförmigen Epi- und Hypopharynx gelangt der Nahrungssaft zum Oesophagus. Der LMK der Scoliidae ist primär für die Aufnahme flüssiger Nahrung geeignet. Sowohl Morphologie als auch Bewegungsweise des LMK erscheinen für die Scoliidae einmalig.

Der ebenfalls fingerhandschuhartig einstülpbare Glossaapparat der Masaridae (Vespoidea) arbeitet anders (Schremmer 1962, Osten 1982).

Einen den Scoliidae ähnlich gestalteten LMK besitzen die Myzininae der Gattung *Meria*. Bis in Details stimmen Bau und Funktion des Praementum und der Lacinia überein. Nur im Bau der Galea und ganz besonders in der Gestalt der Glossa und Paraglossen bestehen große Unterschiede (Taf. 1, Fig. 4). Auch die südamerikanische Gattung *Elis* Fabricius (Myzininae) besitzt einen auffällig weit vorstreckbaren LMK. Während das Längenverhältnis von Kopfkapsel : Rüssellänge bei den Scoliiden etwa 1 : 1 beträgt, mißt es bei *Elis* sogar 1 :1,2 (Taf. 3, Fig. 6).

Der LMK von *Proscolia* wird von Rasnitsyn (1977) wie folgt beschrieben: „Kurz, unspezifisch, Glossen, Paraglossen und Hypopharynx nicht verlängert, Glossa am Ende gerundet, kürzer als Paraglossen, Mentum nicht entwickelt, Prementum viel kürzer als Stipes, Maxillarpalpus 5-gliedrig, Labialpalpus 4-gliedrig". Eine Bewertung der Merkmale fehlt.

Bei der Beschreibung des Labium behalte ich die Bezeichnungen meiner Arbeit (1982) bei, so daß von Praementum (Pmt) (Rasnitsyn = Prementum) und Submentum (Smt) (Rasnitsyn = Mentum) gesprochen wird. Den morphologischen Gegebenheiten entsprechender und gerechter ist sicherlich die Bezeichnung Postmentum statt Submentum, stellt doch die Aufteilung: Mentum + Submentum = Postmentum eine Sonderbildung dar (Plant & Paulus 1987).

Es folgt die Beschreibung der Einzelelemente des LMK (Taf. 1, Fig. 3). Der Cardo (Cd) von *Proscolia spectator* ist wenig spezifisch. Er ähnelt dem der Myzininae. Auffäl-

lig ist nur die spärliche Beborstung auf seiner Außenseite. Diese Einzelborsten sitzen auf kleinen Sockeln und wirken wie Sinneshaare (Taf. 8, Fig. 2, Taf. 9, Fig. 6). Demgegenüber besitzen die Scoliidae einen deutlich zweigeteilten Cardo, dessen vorderer innerer Teil (cardinal flap, PLANT & PAULUS 1987) von mir (OSTEN 1982) fälschlich als Lorum bezeichnet wurde. Praementum und Submentum sind bei *Proscolia spectator* sehr kurz, beinahe gestaucht. Nach meinen Untersuchungen fehlt das Submentum n i c h t (RASNITSYN: Mentum). Es ist noch als kleiner Ansatz am Praementum erkenntlich. Hier hat eine Verschmelzung von Praementum und Submentum stattgefunden, wie man sie bei keinem anderen Vertreter der „Scolioidea" antrifft. Begründet wird meine Ansicht von der Verschmelzung dadurch, daß der Retraktor des Praementum (M 34) wie bei den Scoliidae deutlich sichtbar ganz am proximalen Ende des Praementum inseriert und sich daran der Rest des Submentum anschließt. Auch sind die Umrisse des Submentum relativ deutlich zu erkennen. Diese morphologische Sonderbildung zeigt eindeutig einen abgeleiteten Zustand, eine Autapomorphie für *Proscolia* (Taf. 9, Fig. 1, 3).

Die Stauchung des Praementum-Submentum-Bereichs bei *Proscolia* ist um so auffälliger, da gerade diese Bauelemente bei vielen „Scolioidea" die „Tendenz" haben, sich zu verlängern. Besonders auffällige Submentum-Verlängerungen zeigen Thynninae (OSTEN 1982) und Anthoboscinae (Taf. 11, Fig. 2, 3). Der Bau des Praementum von *Proscolia* geht aus Taf. 9, Fig. 1, 5 hervor. Eine allgemeine Stauchung in der Längsachse ist sehr auffällig. Der Glossa-Apparat wird von den Flügelfortsätzen (Ffl) und der Mentumspange (Mtsp) gestützt. Im Gegensatz zu der Ansicht von RASNITSYN (1977) scheint mir die Glossa gleich lang, wenn nicht länger als die Paraglossen zu sein. Deutlich erkennt man ein Mentumborstenfeld (Mtbf) mit lateralen sklerotisierten Bändern, die in Richtung auf die Paraglossen-Basis ziehen. Die Paraglossen lassen einen inneren zweiteiligen Stützapparat erkennen. Dieser ist nur schwach sklerotisiert und erinnert an den der Soliidae. Die Glossa selbst ist nicht rund (RASNITSYN) sondern zweizipfelig. Die Glossa besitzt auffällig kurze, sehr breite Borsten. Innerhalb der Glossa befindet sich ein aus zwei dünnen Spangen bestehendes Stützgerüst (Gsp), das durch einen Muskel (M 42) in Richtung auf die Kopfkapsel hin- und herbewegt werden kann.

Die während meiner Präparation im Bereich der Mwz entdeckten Pollenkörner (Po) geben Aufschluß über die Art der Nahrung von *Proscolia spectator*. Im natürlichen Lebensraum konnte weder von DAY noch von mir das Tier bei der Nahrungsaufnahme beobachtet werden; Pollenanalysen stehen noch aus. Im Gegensatz zu den Scoliidae scheint *Proscolia* eher von fester Nahrung (Pollen) als von flüssiger Nahrung (Nektar) zu leben. Die Glossa wirkt wie ein grober Pollenschaber, der mittels des beweglichen Stützgerüstes Pollen abkratzen kann.

Somit ist das Labium von *Proscolia* keineswegs als ursprünglich und unspezifisch anzusehen, sondern stellt einen sehr spezialisierten Apparat für die Nahrungsaufnahme von Pollen dar. Ein Einstülpen des Glossa-Apparates in den Praementum-Bereich wie bei den Scoliidae ist nicht möglich und auch nicht nötig (Taf. 9, Fig. 1, 2, 4).

Die Maxillen von *Proscolia* umfassen lateral das Labium (Lb). Der Maxillartaster (Mp) ist im Gegensatz zu allen übrigen „Scolioidea" 5-gliedrig statt 6-gliedrig. BROTHERS (1975) gibt auch für die Plumariidae einen 5-gliedrigen Maxillarpalpus an. Da aber zwischen den beiden Gruppen sicher keine engeren Verwandtschaftsverhältnisse bestehen, gehe ich davon aus, daß die 5-Gliedrigkeit für *Proscolia* eine Reduktion ist, die in diesem Falle eine Autapomorphie darstellt.

An den breiten, kahnartigen Stipes (St) schließen sich über eine kräftig sklerotisierte Brücke Lacinia (Lac) und Galea (Gal) an. Die Galea ist tief geteilt und besitzt ein zweiteiliges Velum (V). Scoliidae besitzen nur ein einteiliges Velum. Ein Borstenkranz fehlt *Proscolia*. Dieses Fehlen ist sicherlich keine Reduktion, sondern stellt gegenüber den Scoliidae, aber auch anderen „Scolioidea" mit Galea-Borstenkranz, den ursprünglichen Zustand dar (Taf. 8, Fig. 1–3).

Der LMK von *Proscolia* ist in seiner Gesamtheit ein kurzer, kräftiger und hochspezialisierter Nahrungsaufnahme-Apparat, der in besonderem Maße für die Förderung von Pollenkörnern geeignet ist. Die kräftige Raspel (Glossa), die lateral flankierenden Paraglossen, die umgreifenden Lacinien mit ihren Anhängen und die Galeae, dazu der kurze Transportweg (kurzes Praementum) bis zum Oesophagus, machen diese Ansicht sehr wahrscheinlich. Die Vorstreckbarkeit des LMK wird durch die Länge der Cardines und durch den lederartigen Kehlsack (Ks) limitiert (Taf. 1, Fig. 3).

Der LMK der Gattung *Meria* (Myzininae) zeigt demgegenüber eine Rüsselbildung (Taf. 1, Fig. 4, Taf. 10, Fig. 1–3). Der Praementum-Submentum-Bereich ist wie bei den Scoliidae lang ausgezogen. Das Submentum ist deutlich als Einzelstruktur erkennbar (alle „Scolioidea" außer *Proscolia*). Glossa und Paraglossen werden durch Trägerspangen (Trsp) gestützt. Die Glossa ist erheblich länger und größer als die Paraglossen. Beide weisen eine zarte Bewimperung auf. Dieser Apparat ist sehr gut geeignet, verborgene Nektarquellen anzuzapfen, wobei natürlich auch Pollenkörner aufgenommen werden können. Der Speichelkanal (Sp) endet auf einem ausgezogenen, behaarten Zipfel („Speichelzunge", Micha 1927) – ähnlich wie bei den Scoliidae. Die Gattung *Meria* besitzt also ein Labium, dessen Praementum-Bereich zum Aufsuchen tieferliegender Nektarquellen geeignet ist, dessen Glossa-Apparat aber keine (noch keine?) Spezialisierung aufweist. Die Maxillen von *Meria* sind in ihrer Längenausdehnung der des Labiums angepaßt. Der Maxillarpalpus ist 6-gliedrig. Die Galea ist nur schwach geteilt. Der Galea-Borstenkranz ist deutlich ausgebildet. Die Einzelborsten bestehen aus regelrechten Haken, die zur Mitte hin gebogen sind (Taf. 10, Fig. 3). Ob diese Vorrichtungen zur Abnahme von Pollenkörnern von der Glossa dienen, ist fraglich. Die anfangs beschriebenen Übereinstimmungen von *Proscolia* und *Meria* sind im Bereich des vorderen LMK nicht vorhanden.

4. Anthoboscinae (*Cosila chilensis* Guér.)

Während Rasnitsyn (1977) eine Verwandtschaft zwischen *Proscolia* und Anthoboscinae für denkbar hält, wird diese Ansicht von Day et alii (1981) bestritten. Day führt unter anderem geographische Gründe an. In der Arbeit von Betrem (1928) ist der LMK von *Anthobosca* spec. abgebildet. Er erscheint reltiv langgezogen und ähnelt bis auf den Glossa-Apparat sehr dem der Scoliidae. Auch Betrem vermutet Verwandtschaft zwischen Scoliidae und Anthoboscinae.

Zur Untersuchung stand mir *Cosila chilensis* (♂♂, ♀♀) zur Verfügung. Ob die beschriebenen Merkmale für alle Anthoboscinae gelten, muß überprüft werden. Bei der Präpartion von Mundfeld und Mandibelloch beobachtete ich wie bei den Scoliidae und Myzininae einen deutlichen Sexualdimorphismus. Bei den ♂♂ gehen Mandibelloch und Mundfeld ineinander über, während bei den ♀♀ diese Öffnunen durch Spangen (Hypostomalbrücken) f a s t von einander getrennt sind. Im Gegensatz zu den Scoliidae und Myzininae sind die aufragenden Hypostomalfortsätze und die herabrei-

chenden Clypeus-Fortsätze n i c h t fest miteinander verbunden, sondern berühren einander nur (Taf. 3, Fig. 4, 5, Taf. 4, Fig. 1).

In bezug auf dieses Merkmal nimmt *Cosila* eine Art Zwischenstellung zwischen *Proscolia* und den Scoliidae ein. Die Hypostomalfortsätze der ♀♀ sind noch nicht mit dem Clypeus verwachsen wie bei Scoliidae und Myzininae, aber auch nicht mehr so weit getrennt wie bei *Proscolia*. Eine Ähnlichkeit mit *Proscolia* besteht in der Artikulierung der Mandibel (♀♀) in der Kopfkapsel. Auch sie besitzen z w e i Gelenkpfannen und nur eine Gelenkkugel. Die Gelenkpfannen sind aber im Gegensatz zu *Proscolia* um etwa 180° gedreht und weisen mit ihren Öffnungen in Richtung auf die Gelenkkugel (Taf. 5, Fig. 4).

Das Labrum von *Cosila* ist trapezförmig (*Proscolia*), nicht spitz zulaufend wie bei *Anthobosca* spec. auf der Darstellung von Betrem (1924) (Taf. 7, Fig. 13). Ihm fehlt eine Einbuchtung des distalen Randes (*Proscolia*). Wie bei *Proscolia* sitzen die Borsten am Außenrand aber nicht wahllos, sondern etwa in einer Reihe. Die Oberseite des Labrum ist behaart.

Der Epipharynx weist zwei unterschiedliche Zonen der Behaarung auf, die im Mittelfeld ineinander übergehen. Am proximalen Teil erkennt man wellenförmige Reihen, vergleichbar denen von *Meria*. Zur Spitze des Epipharynx werden die Einzelhaare zu kleinen Wimpern, während die Mittelborste sehr lang und fein ist. Diese langen Haare erinnern an die Behaarung der Scoliidae. Sie sind für die Aufnahme flüssiger Nahrung sehr gut geeignet (Taf. 7, Fig. 14, 15).

Das Praementum von *Cosila* ist ähnlich wie bei *Proscolia* (und anscheinend im Gegensatz zu *Anthobosca*, Betrem 1928) stark gestaucht. Dafür ist das Submentum auffällig lang ausgezogen. Es ist mit dem Praementum eng verzahnt. Eine Verschmelzung wie bei *Proscolia* besteht nicht. Außer bei *Proscolia* und *Cosila* ist das Submentum der bisher untersuchten „Scolioidea" deutlich vom Praementum getrennt. Dieses Merkmal könnte eine Synapomorphie für die genannten Gattungen sein (Taf. 11, Fig. 2, 3). Die Cardines sind nur kurz (Taf. 11, Fig. 5). Der Glossa-Bereich ist sehr breit und voluminiös (Taf. 11, Fig. 1, 3). Die Glossa ist erheblich kürzer als die Paraglossen. [Ein Merkmal, das Rasnitsyn (1977) bei *Proscolia archaica* erkannt haben will.] Deutlich gegeneinander abgesetzt sind die einzelnen Borstenfelder auf der Glossa und den Paraglossen. Auf der Glossa befinden sich Reihen von zarten Wimpern, zwischen denen vereinzelt lange Haare stehen. Am distalen Teil der Glossa stehen kräftige Einzelborsten und stumpf endende Sinneskegel. Das Glossa-Borstenfeld (Glbf) besteht aus Reihen sehr spezifisch geformter Borstenhaare (Taf. 11, Fig. 4). Sie sind rechtwinklig nach hinten gebogen, so daß sie bei der Vor- und Rückbewegung des Glossa-Apparates die Nahrungspartikel in Richtung auf das Mundfeld bewegen. Der proximale Abschluß des Glossa-Borstenfeldes wird von einem stark sklerotisierten Bügel der Glossabasis (Glb) gebildet, der den aufgewölbten Glossa-Apparat stützt. Auch die Paraglossen zeigen sehr differenzierte, gegeneinander abgegrenzte Borstenbezirke. Die Basis der Parglossen wird von sklerotisierten Bändern des Praementum gestützt. Ein Glossa-Stützgerüst wie bei *Proscolia* fehlt *Cosila*. Ein Einstülpen des Glossa-Apparates in den Praementum-Bereich (Scoliidae) ist nicht möglich. Die starke Strukturierung des Glossa-Apparates weist auf eine sehr spezifische Nahrungsaufnahme hin und ist keineswegs als ursprünglich zu bezeichnen. Insbesondere Anordnung und Struktur der Behaarung auf der Glossa können als Apomorphie gelten. Entsprechend der Längenausdehnung des Praementum sind auch die Maxillen von *Cosila* relativ kurz. Die Galea ist geteilt. Ein Borstenkranz wie bei den Scoliidae ist vorhanden. Auffällig sind

die großflächigen, lappenartigen Ausstülpungen auf der dorsalen Seite von Lacinia und Galea. Sie überdecken und schützen das Mentum-Dach. In retraktiertem Zustand wird auch der Glossa-Apparat von diesen Strukturen geschützt, so wie man es auch bei anderen „Scolioidea" antrifft (Taf. 11, Fig. 5)

5. Diskussion

Das in den vorangegangenen Kapiteln Gesagte bezog sich auf einzelne, ausgewählte Strukturen der Kopfkapsel der folgenden Gattungen: *Proscolia, Colpa, Meria, Cosila.*

Auf die Inserierung und Ausgestaltung der Antennen etwa wurde nicht eingegangen. Ihre Feinstruktur, die Sensillen-Muster, und deren Verwertbarkeit für phylogenetische Beurteilungen, hat WALTHER (1979, 1981) untersucht. Dem von vielen Autoren (zuletzt DAY et alii 1981) angeführten, spezifischen Sexualdimorphismus der Scoliidae in bezug auf die Antennengliederzahl kommt in diesem Zusammenhang keinerlei Bedeutung zu, handelt es sich doch um ein Merkmal, das zum Grundplanschema (GPM) der Aculeata gehört (Männchen 13, Weibchen 12 Glieder). Nur Reduktionen oder Verdoppelungen einzelner Glieder könnten in diesem Zusammenhang eine Aussagekraft haben.

Generell erscheinen mir d i e Merkmale eine größere Aussagekraft zu haben, die eine deutlich abgegrenzte morphologische Struktur erkennen lassen, die Fragen wie: „vorhanden?", „fehlt?", oder „ist verwachsen mit?" beantworten können. Ausgesprochen schwierig, da immer etwas subjektiv gefärbt, sind dagegen Strukturen und ihre Verbindungen zu weiteren Bauelementen zu beurteilen, bei denen mit „etwas mehr" oder „etwas weniger als" gearbeitet werden muß. Bei meinem Versuch, die Gattung *Proscolia* im Bereich der Kopfkapsel genauer zu untersuchen und die Ergebnisse mit anderen Aculeata zu vergleichen mit dem Ziel einer phylogentischen Zuordnung, habe ich weitere Taxa als die soeben aufgeführten auf Einzelmerkmale hin untersucht. Dazu gehören Vertreter der Mutillidae, Tiphiinae, Brachycistidinae, Methochinae, Myrmosinae, Bradynobaeninae, Thynninae, Sapygidae (2.1.), aber auch Vespidae, Formicidae, Pompilidae und Sphecidae.

Als gruppenkonstituierendes Merkmal für die „Scolioidea" kann mit großem Vorbehalt der Ansicht von MALYSHEV (1968) gefolgt werden: „Spezielle parasitische Lebensweise" (*1*) (Abb. 1). Die in Anlehnung an BÖRNER (1919) und KÖNIGSMANN (1978) auch von mir als sehr aussagekräftig angesehene Hypostomalbrücken-Entwicklung innerhalb der „Scolioidea" habe ich ausführlich untersucht. Diese Entwicklung findet sehr deutlich bei den Weibchen statt. Man kann vier Stadien gegeneinander abgrenzen: 1. Hypostomalfortsätze sind nur kurz; 2. Sie berühren die vom Clypeus herabreichenden Zapfen; 3. Sie sind mit diesen verwachsen; 4. In beiden Geschlechtern sind die Hypostomalfortsätze mit dem Clypeus verschmolzen. Dieses ist für mich der am weitesten abgeleitete, apomorphe Zustand. Die plesiomorphe Ausgestaltung findet sich natürlich auch außerhalb der „Scolioidea", nämlich bei Vespidae, Formicidae, Pompilidae und Sphecidae. Bei der letztgenannten Gruppe scheint es aber nach der Arbeit von ULRICH (1924) auch Taxa (wie *Ammophila*) mit geschlossenen Hypostomalbrücken (ULRICH: Kopfspange) zu geben. Eine Beurteilung dieser Bildungen fehlt.

Ein gemeinsames Merkmal für (*Proscolia* + Anthoboscinae), (Myzininae + Scoliidae) und (Tiphiinae + Mutillidae + Bradynobaeninae + Brachycistidinae + Thynninae) habe ich nicht gefunden.

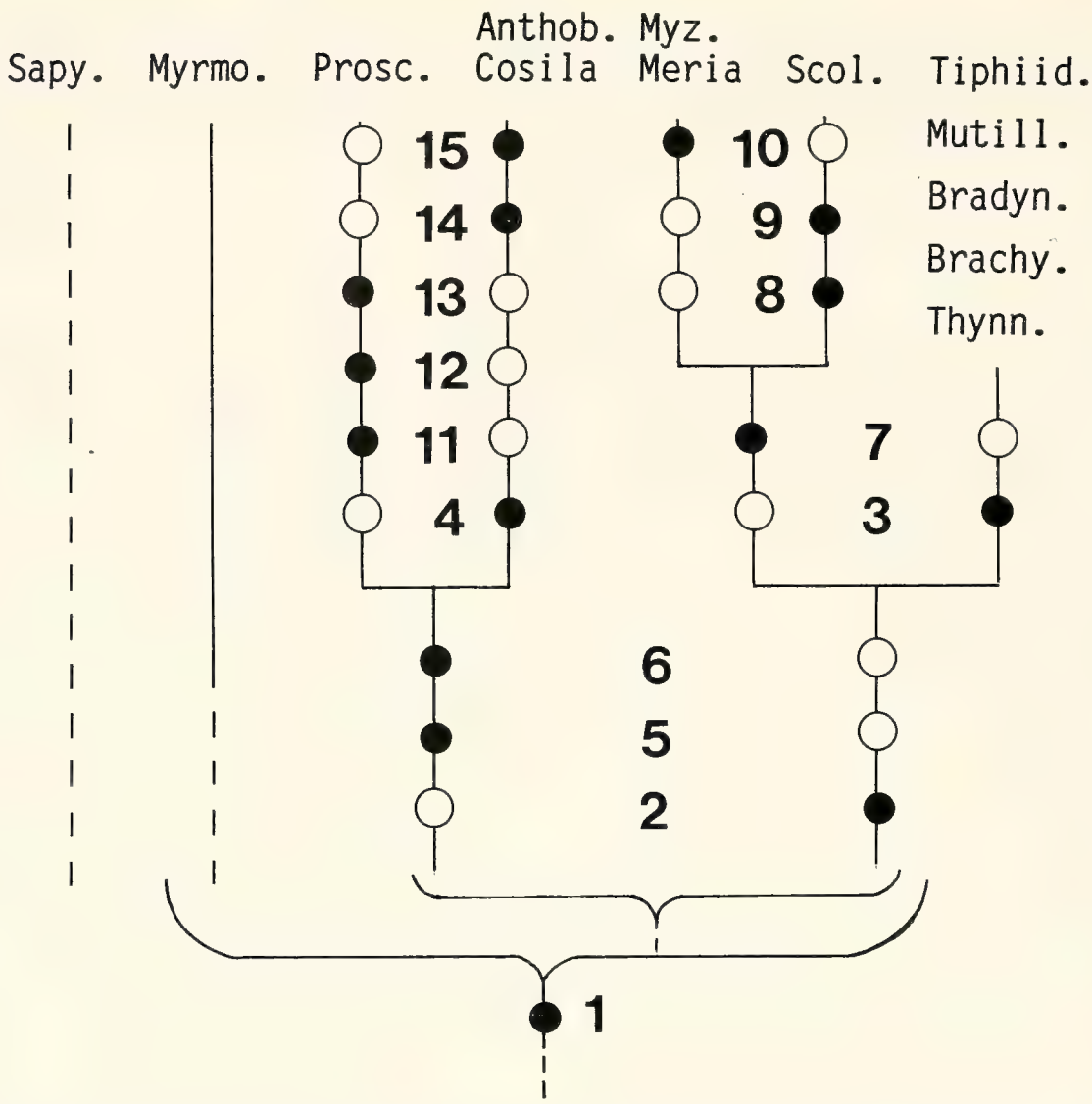


Abb. 1. Kladogramm der „Scolioidea", erstellt nach den untersuchten Merkmalen im Bereich der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge. – Es bedeuten:
1. Spezifische parasitische Lebensweise; – *2.* ♀ Mandibel-Loch und Mundfeld getrennt, Hypostomalfortsätze mit Clypeus verwachsen, Sexualmorphismus ausgeprägt; – *3.* ♀ + ♂ Mandibel-Loch und Mundfeld getrennt; – *4.* Hypostomalfortsätze berühren Clypeus, nicht mit ihm verwachsen; – *5.* Submentum in Verbindung mit Praementum; – *6.* Praementum gestaucht; – *7.* Praementum verlängert, spezifische Rüsselbildung; – *8.* Glossa-Apparat fingerhandschuhartig in das Praementum einstülpbar; – *9.* Glossa und Paraglossen sehr verlängert, neben Behaarung auch Zapfen; – *10.*(?) Galea-Borsten hakenförmig; – *11.* Submentum mit Praementum verschmolzen; – *12.* Maxillarpalpen 5-gliedrig; – *13.* Glossa-Spangen; – *14.* Submentum stark verlängert; – *15.* Glossa-Borsten hakenförmig.

Offen innerhalb der „Scolioidea" sind die Hypostomalbrücken bei den Sapygidae, die aber meines Erachtens auch sonst kaum näher mit dem Scoliiden-Komplex verwandt sind (andere Art des Parasitismus, der Eiablage). Auffällig ist das Fehlen der Hypostomalbrücken bei den Myrmosinae und – wie schon ausgeführt – bei *Proscolia*. Getrennt, aber den Clypeus fast berührend, ragen die Hypostomalfortsätze der ♀♀ von *Cosila* (Anthoboscinae) hervor (Abb. 1: *4*). Ich trenne daher die Gruppe *Proscolia* + Anthoboscinae (ohne verwachsene Hypostomalbrücke) von der Gruppe, bei denen die Brücke bei den ♀♀ verwachsen ist: *Meria, Myzinum, Elis*(?) (Myzininae) + Scoliidae (Campsomerinae, Scoliinae) + (Tiphiinae, Mutillidae, Brachycistidinae, Bradyn-

obaeninae, Thynninae) (*2*). Die Tiphiinae, Mutillidae, Brachycistidinae, Bradynobaeninae und Thynninae lassen sich von den Myzininae und Scoliidae abtrennen, da sie in beiden Geschlechtern eine verwachsene Hypostomalbrücke besitzen, also den am weitesten abgeleiteten Zustand zeigen (*3*) (Taf. 3, Fig. 1, Taf. 4, Fig. 3, 4).

Als Synapomorphien für *Proscolia* + *Cosila* (Anthoboscinae) sehe ich die Berührung oder Verschmelzung von Praementum und Submentum an (Abb 1: *5*). Bei allen übrigen „Scolioidea" sind diese beiden Elemente deutlich voneinader getrennt. Ferner zeigen beide eine auffällige Stauchung des Praementum (*6*). Auch die Doppelpfanne der Mandibel könnte als Synapomorphie für die behandelte Gruppe gelten. Wenn dagegen die Beobachtung von Rasnitsyn stimmt (*Proscolia*: „Glossa kürzer als Paraglossen") und meine Untersuchungen auf einem Fehler beruhen, könnte auch dieses Merkmal für die Gruppenbildung *Proscolia* + *Cosila* gültig sein. Die Glossa von *Cosila* ist eindeutig kürzer als ihre Paraglossen. Die Glossa bildet in beiden Fällen einen Pollenkratz-Apparat.

Das konstituierende Merkmal für die Gruppe Scoliidae + *Meria, Myzinum, Elis*(?) ist der Sexualdimorphismus bei der Ausbildung der Hypostomalbrücken. Ferner ist die spezifische Rüsselbildung, die auffällige Verlängerung des Mentum-Bereichs, für diese Gruppe charakteristisch (Abb. 1: *7*).

Die Scoliidae besitzen als Autapomorphie ein kompliziert gebautes Spangengerüst, eine Verlängerung der Flügelfortsätze des Praementum, welche ein fingerhandschuhartiges Einstülpen des Glossa-Apparates in das Praementum gestatten (*8*). Sie besitzen dementsprechend auch verlängerte Glossen und Paraglossen, die primär für die Aufnahme flüssiger Nahrung geeignet sind (*9*).

Für *Meria* ist im Bereich der Mundwerkzeuge nur schwer eine Autapomorphie festzumachen. Eventuell könnte die hakenartige Beborstung auf der Galea-Innenseite dafür gelten (Abb. 1: *10*).

Als Autapomorphie für *Cosila* (Anthoboscinae) werden von mir angeführt die auffällige Verlängerung des Submentum (*14*) und die rechtwinklig gebogenen Borsten der Glossa (*15*).

Die herausgelöste Stellung von *Proscolia* aus den Anthoboscinae, den Scoliidae und *Meria* beruht nicht so sehr auf den von Rasnitsyn und Day fälschlich interpretierten Plesiomorphien, sondern auf einigen Synapomorphien, die die Gattung *Proscolia* nur in eine weit entfernte Verwandtschaft zu den genannten Gruppen stellt. Eindeutige Autapomorphien für *Proscolia* stellen dar: Das eingeschmolzene Submentum (*11*), die reduzierte Zahl der Maxillarpalpen (*12*) und der Bau der Glossa mit ihren Spangen (*13*). Allein diese Merkmale müßten genügen, *Proscolia* aus der Familie der Scoliidae herauszunehmen. Walther (1987, mündliche Mitteilung) kommt nach der Untersuchung der Sensillenfelder auf den Antennen zu gleichen Ergebnissen.

Die Beurteilung der systematischen Stellung von *Proscolia* wäre sehr unvollständig, würde ich nicht wenigstens teilweise auf weitere Merkmale eingehen, die von den einzelnen Autoren herangezogen werden, um die Familie der Scoliidae und ihre Abgrenzung zu begründen. Hierbei handelt es sich um Merkmale, die sich im Meso- und Metasoma befinden. Das Propodeum der Scoliidae (zuletzt diskutiert von Day et alii 1981) weist eine deutliche Dreiteilung auf. Zwei scharf gezeichnete, gradlinige, longitudinale Nähte teilen das Propodeum in einen medianen und zwei laterale Partien. Auch für *Proscolia* erkennt Day diese Aufteilung. Nach meinem Dafürhalten ist diese Unterteilung wesentlich schwächer ausgebildet als sie die Abbildung in der Arbeit von Day et alii (1981: Fig. 4) zeigt. Deutlich erkennbare Nähte fehlen. Die Dreiteilung in abge-

schwächter Form ist auch bei anderen „Scolioidea" zu erkennen, etwa bei *Meria geniculata* (Myzininae). Allein die Nähte – nicht aber die Dreiteilung – bilden die Apomorphie für die Scoliidae.

Der große Abstand zwischen den Coxen des 2. und 3. Beinpaares wird von den meisten Autoren als charakteristisches Merkmal für die Scoliidae angeführt. Diese plattenartige Verbreiterung von Meso- und Metasternum ist auch deutlich bei *Proscolia* zu erkennen. Dennoch zeigen auch andere „Scolioidae", etwa *Epomidiopteron* (Tiphiinae) und *Cosila*, eine Trennung von Mittel- und Hinter-Coxen, aber in graduell deutlich abgeschwächter Form. Ein wirklich anderes Bauelement, ein anderes Konstruktionsprinzip, ist nicht zu erkennen (Taf. 12, Fig. 1–4).

Zusammenfassend kann ich feststellen, daß ich den Ansichten von Rasnitsyn (1977, 1980) und Day et alii (1981) nicht zu folgen vermag. Eine enge Verwandtschaft zwischen *Proscolia* und den Scoliidae (Campsomerinae, Scoliinae) besteht meines Erachtens nicht. Synapomorphien und Schwestergruppenverhältnisse sensu Hennig sind nicht auszumachen. Das Fehlen zahlreicher gruppenkonstituierender Merkmale der Scoliidae (nicht zu vergessen beispielsweise die drei Apicaldornen der ♂♂) bei *Proscolia*, dafür aber neben Plesiomorphien (keine Hypostomalbrücken) zahlreiche Autapomorphien, lassen nur auf eine ganz entfernte Verwandtschaft schließen. Eher bestehen Übereinstimmungen zwischen *Proscolia* und den Anthoboscinae, wie sie auch von Rasnitsyn (1977) vermutet werden.

6. Verzeichnis der Abkürzungen und der berücksichtigten Kopfmuskeln

6.1. Abkürzungen

At	Antenne	*Mdl*	Mandibel-Loch
Ca	Komplexauge	*Mf*	Mundfeld
Cd	Cardo	*Mp*	Maxillarpalpus
Ebk	Epipharynx-Borstenkämme	*Msst*	Mesosternum
Epi	Epipharynx	*Mtbf*	Mentum-Borstenfeld
Ffl	Flügelfortsatz (lateral)	*Mtd*	Mentum-Dach
Gal	Galea	*Mts*	Mentum-Sattel
Gk	Gelenkkugel	*Mtsp*	Mentum-Spange
Gl	Glossa	*Mtst*	Metasternum
Glb	Glossa-Basis	*Mwz*	Mundwerkzeuge
Glbf	Glossa-Borstenfeld	*Pgl*	Paraglossa
Glst	Glossa-Stütze	*Pglm*	Paraglossa-Mantel
Gpf	Gelenkpfanne	*Pglst*	Paraglossa-Stütze
Gsp	Glossa-Spange	*Pmt*	Praementum
Hyp	Hypopharynx	*Po*	Pollen
Ks	Kehlsack	*Sg*	Sinnesgrube
Lac	Lacinia	*Sh*	Segelhalter
Lb	Labium	*Sk*	Sinneskegel
Lbr	Labrum	*Smt*	Submentum [= Postmentum]
Li	Ligament (Cardo)	*Sp*	Speichelkanal
LMK	Labiomaxillarkomplex	*St*	Stipes
Lp	Labialpalpus	*Trsp*	Trägerspange
Md	Mandibel	*V*	Velum.

6.2. Berücksichtigte Kopfmuskulatur

[Numerierung nach MATSUDA (1965); Muskelbezeichnungen nach YOUSSEF (1971).]

M 1	m.geno-cardinalis
M 3	m.tentorio-cardinalis
M 4	m.tentorio-stipitalis
M 6	m.stipiti-laciniaris
M 7	m.stipiti-galearis
M 21	m.cranio-intramandibularis
M 34	m.postoccipiti-prementualis
M 42	m.premento-glossaris
M 43	m.premento-paraglossaris.

7. Literatur

ARGAMAN, Q. (1985): Taxonomy of Heterogynaidae (Hymenoptera: Aculeata). – Israel J. Ent. **19**: 7–12; Bet Dadan.

BETREM, J. G. (1928): Monographie der indo-australischen Scoliiden mit zoogeographischen Betrachtungen, 388 pp.; Wageningen.

BÖRNER, C. (1919): Stammesgeschichte der Hautflügler. – Biol. Zbl. **39**: 145–186; Leipzig.

BRADLEY, J. Ch. (1950): The most primitive Scoliidae. – Eos (Tom. extr.): 427-438; Madrid.

BROTHERS, D. J. (1975): Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special references to Mutillidae. – Univ. Kansas Sci. Bull. **50**: 483-648; Kansas.

CARPENTER, J. M. (1982): The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). – Syst. Ent. **7**: 11–38; London.

DAY, M. C. (1984): The enigmatic genus *Heterogyna* Nagy (Hymenoptera: Sphecidae; Heterogynae). – Syst. Ent. **9**: 293-307; London.

DAY, M. C., ELSE, G. R. & D. MORGAN (1981): The most primitive Scoliidae (Hymenoptera). – J. nat. Hist. **15**: 671–684; London.

GENISE, J. F. (1986): Las Bradynobaenidae y algunas modificationes a la classification de Hymenoptera Aculeata. – Physis (Secc. C) **44** (106): 39–53; B. Aires.

HANDLIRSCH, A. (1933–1936): Insecta 2. – Handb. Zool. **4** (2/1): 893–1728; Berlin.

KÖNIGSMANN, E. (1976): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1: Einführung, Grundplanmerkmale, Schwestergruppe und Fossilfunde. – Dt. ent. Z. (N. F.) **23**: 253–279; Berlin.

– (1978): Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 4: Aculeata. – Dt. ent. Z. (N. F.) **25**: 365–435; Berlin.

MATSUDA, R. (1965): Morphology and evolution of the insect head. – Mem. Amer. ent. Inst. No. 4: 1–334; Ann Arbor.

MALYSHEV, S. I. (1968): Genesis of the Hymenoptera and phases of their evolution. 319 pp.; London.

MICHA, I. (1927): Beitrag zur Kenntnis der Scoliiden (Hym. Acul.). – Mitt. zool. Mus. Berlin **13**: 1–155; Berlin

NAGY, C. G. (1969): A new taxon of the family Heterogynidae Latreille (Hym. Aculeata). – Ent. Mitt. zool. Mus. Hamb. **3** (64): 299–303; Hamburg.

– (1970): Further investigations on the heterogynoid wasps. – Ent. Mitt. zool. Mus. Hamb. **4** (69): 83–86; Hamburg.

OSTEN, T. (1982): Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge ausgewählter „Scolioidea" (Hym. Aculeata). – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) **354**: 1–60; Stuttgart.

PATE, V. S. L. (1947): A conspectus of the Tiphiidae, with particular references to the Nearctic forms (Hym., Aculeata). – J.N.Y. ent. Soc. **55**: 115–145; New York.

PIEK, T. (1987): A toxinological argument in favour of the close relationship of the Vespidae and Scoliidae (Hymenoptera). – Ent. Ber. Amst. **47** (6): 96–98; Wageningen.

PLANT, J. D. & H. F. PAULUS (1987): Comparative morphology of the postmentum of bees (Hym.: Apoidea) with special remarks on the evolution of the lorum. – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **25** (2): 81–103; Hamburg & Berlin.

RASNITSYN, A. P. (1977): A new subfamily of scoliid wasps (Hym. Scoliidae, Proscoliinae). – Zool. Z. **56**: 522–529; Moskau

– (1980): Origin and evolution of hymenopterous insects. – Proc. palaeont. Inst. USSR Acad. Sci. **174**: 1–191; Moskau.

SCHREMMER, F. (1962): Morphologische Anpassung von Tieren – insbesondere Insekten – an die Gewinnung von Blumennahrung (Verh. dtsch. zool. Ges. Saarbrücken 1961). – Zool. Anz. (Suppl.) **25**: 375–401; Leipzig.

STEIJNBERG, A. M. (1962): Scoliidae (Hym.). – *In*: Fauna der UdSSR **13**, 185 pp.; Moskau.

ULRICH, W. (1924): Die Mundwerkzeuge der Spheciden (Hym. foss.). – Z. Morph. Ökol. Tiere **1**: 539–636; Berlin.

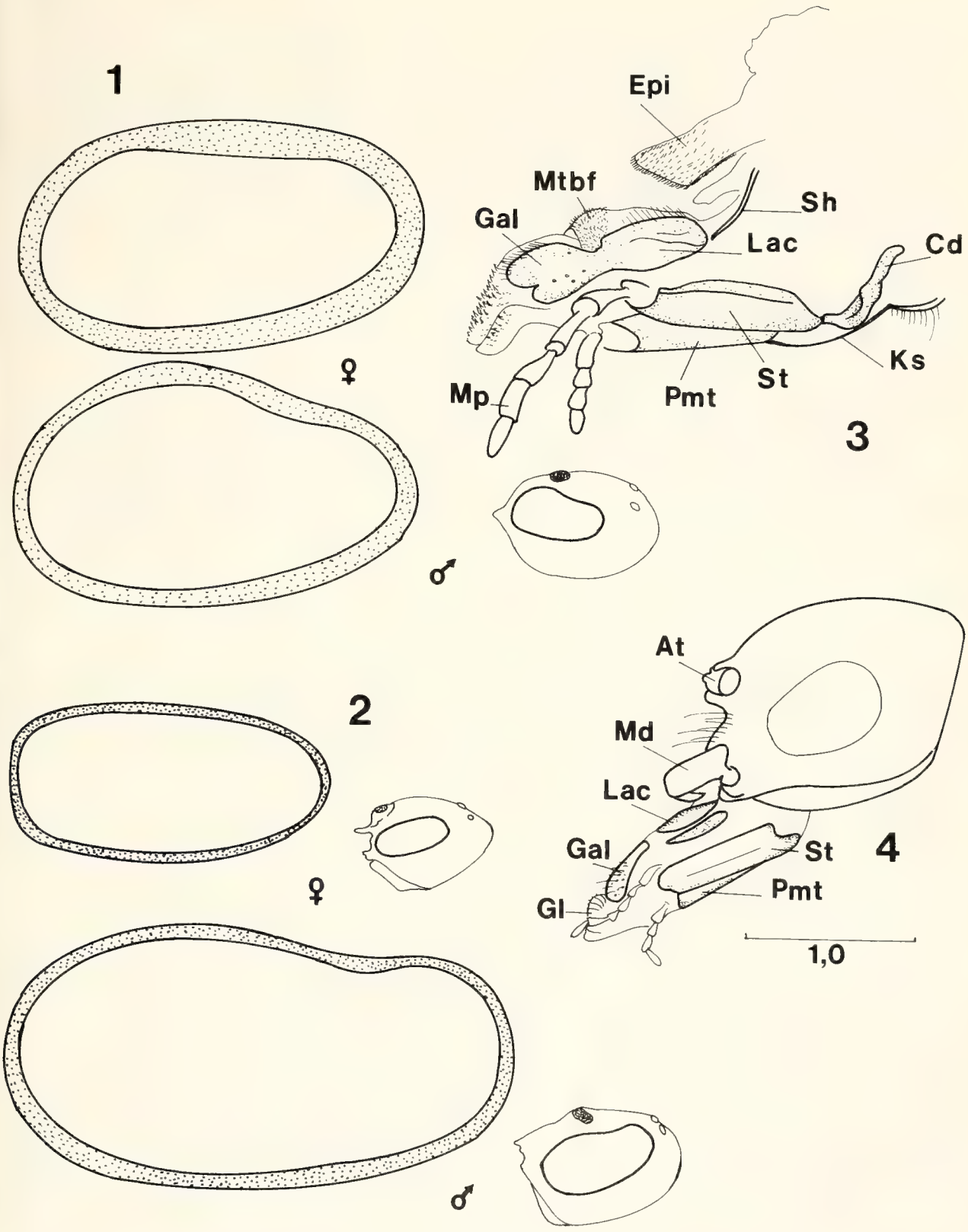
WALTHER, J. R. (1979): Vergleichende morphologische Betrachtungen der antennalen Sensillenfelder einiger ausgewählter Aculeata (Insecta, Hymenoptera). – Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. **17**: 30–56; Hamburg & Berlin.

– (1981): Cuticular sense organs as characters in phylogenetic research. – Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. **3**: 146–150; Bremen.

YOUSSEF, N. N. (1971): Topography of the cephalic musculature and nervous system of the honey-bee *Apis mellifera* L. – Smiths. Contr. Zool. No. 99: 1–54; Washington.

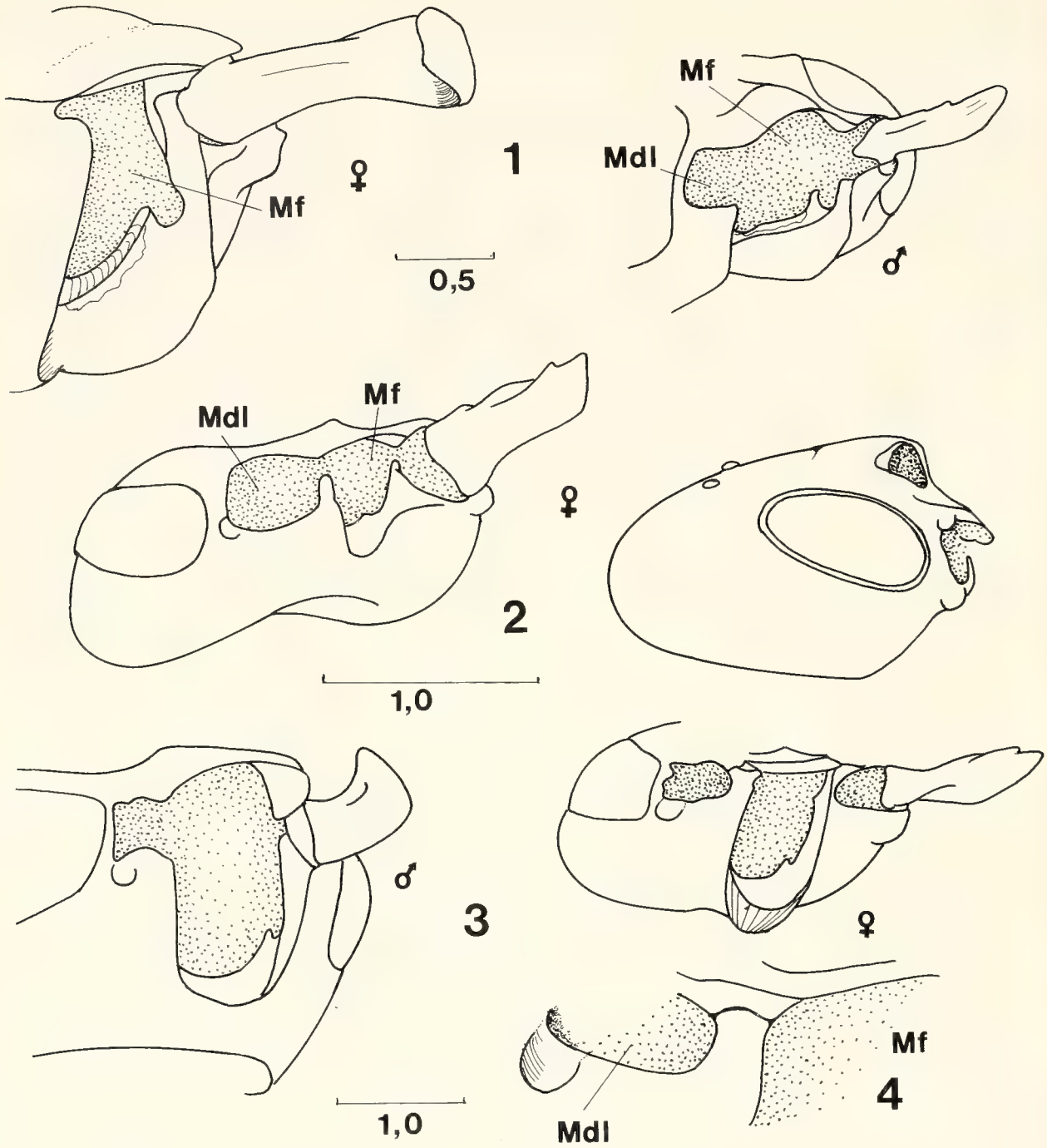
Anschrift des Verfassers:

Dr. TILL OSTEN, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.



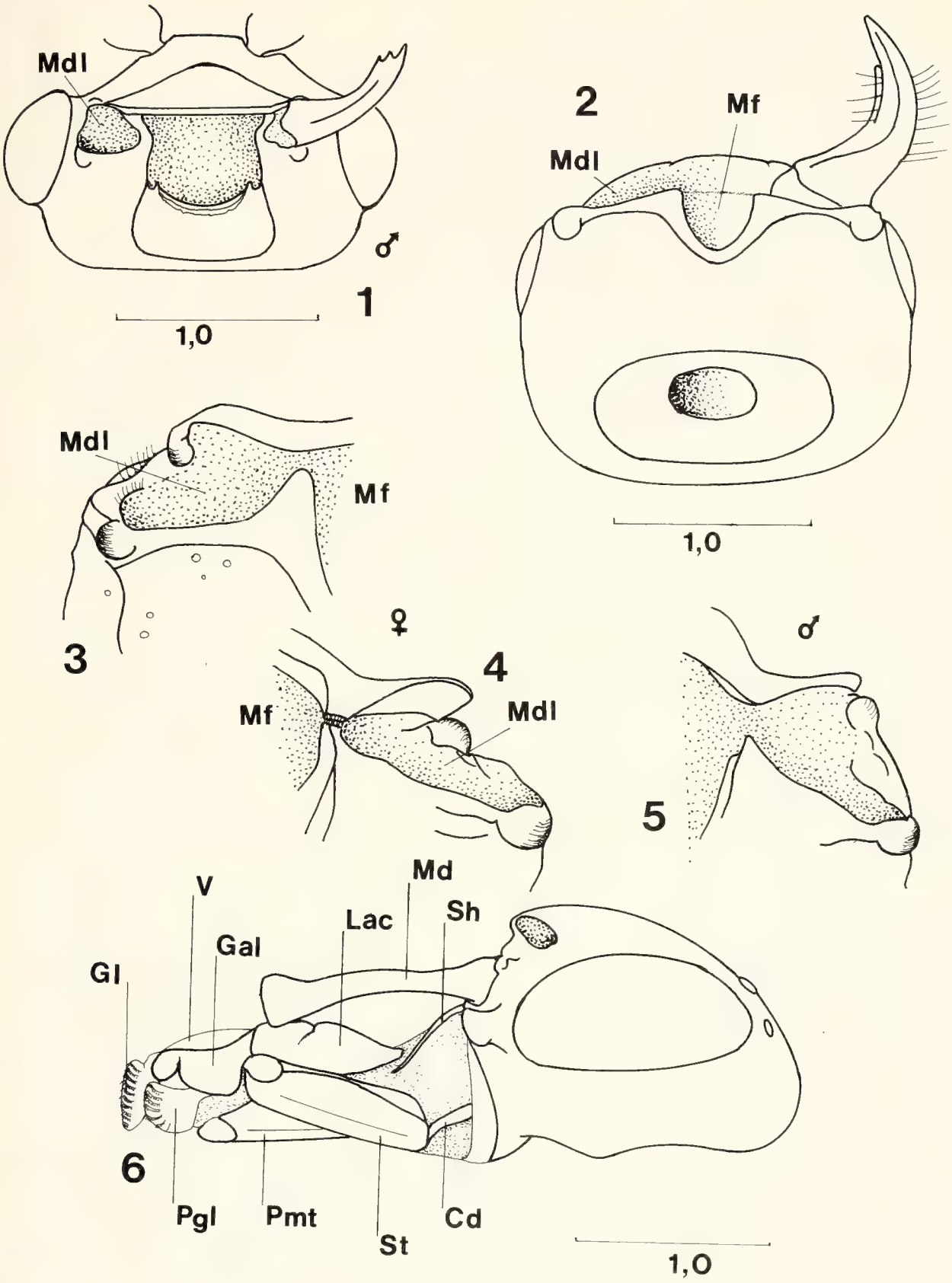
Tafel 1

Fig. 1–4. Form der Komplexaugen und Kopf von lateral. – 1. *Proscolia spectator* Day ♂ + ♀, – 2. *Meria tripunctata* Rossi ♂ + ♀, – 3. Ausgestreckter Labio-Maxillar-Komplex von *Pr. spectator*, lateral, – 4. Kopf und LMK von *Meria tripunctata*, lateral.



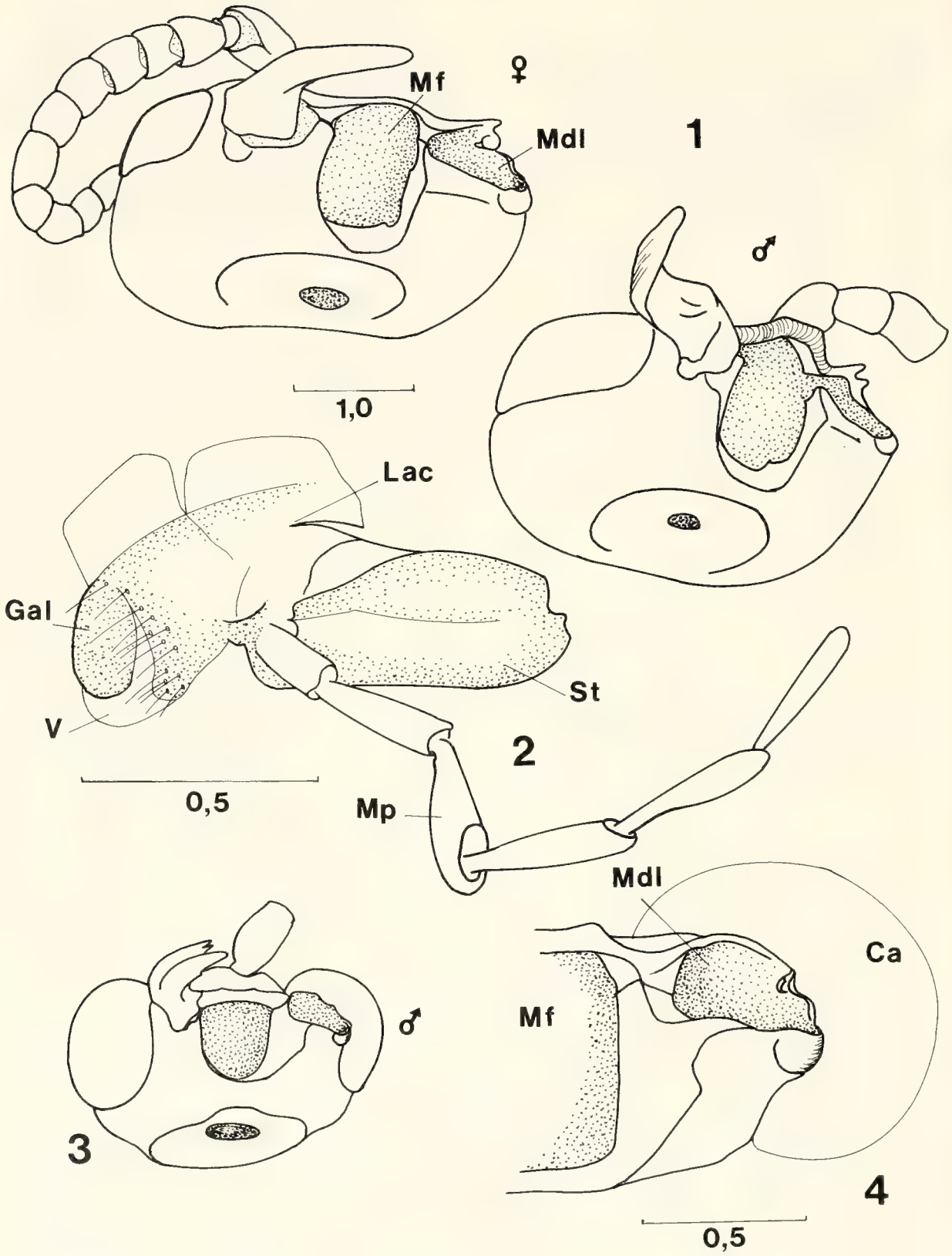
Tafel 2

Fig. 1–4. Unterschiedliche Formen des Übergangs von Mundfeld (Mf) zu Mandibel-Loch (Mdl). – 1. *Colpa interrupta* (F.) (Scoliidae) ♂ + ♀, – 2. *Proscolia spectator*, – 3. *Meria tripunctata*, – 4. Ausschnitt: rechte Hypostomalbrücke.



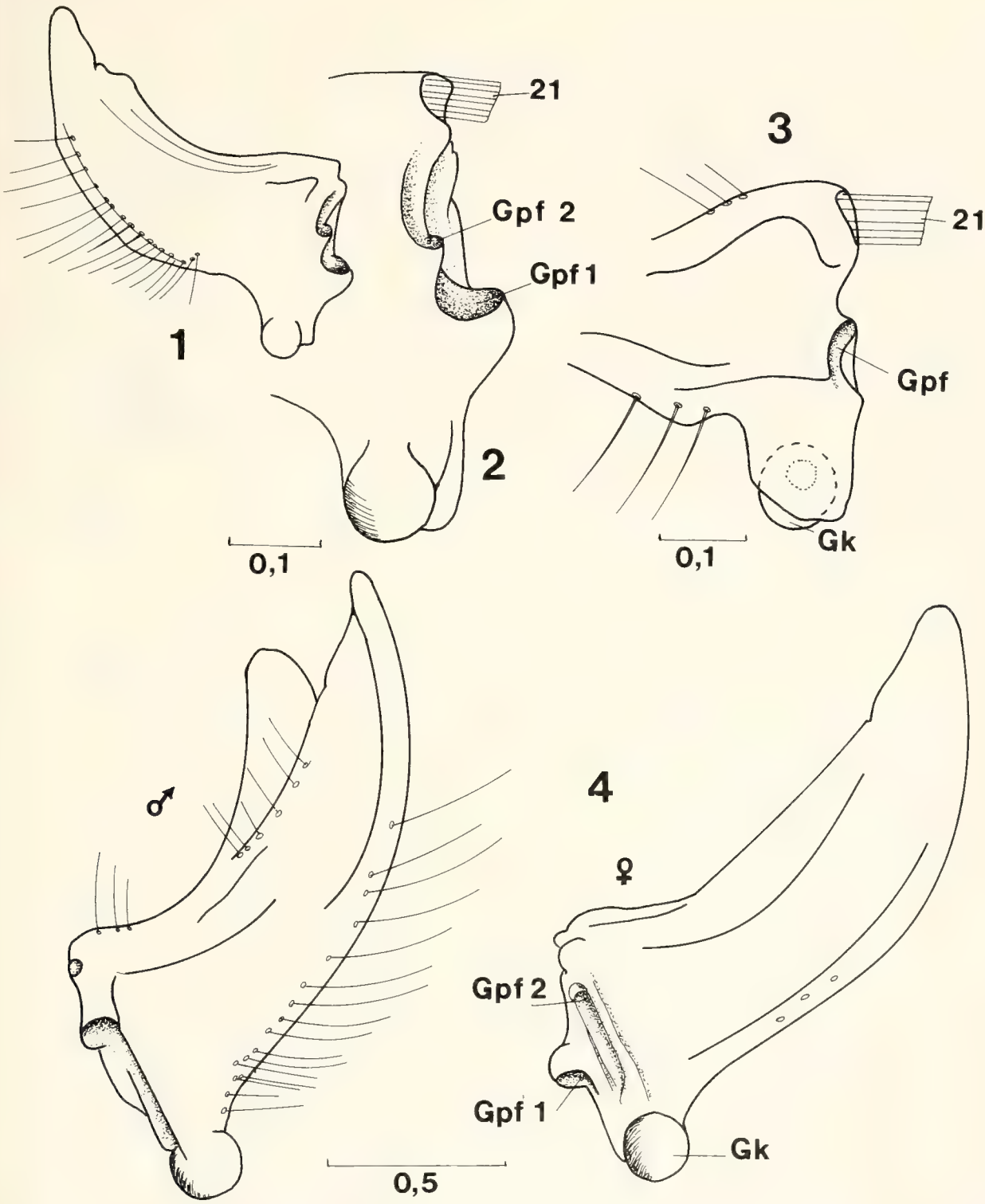
Tafel 3

Fig. 1–6. Unterschiedliche Trennung von Mandibel-Loch (Mdl) und Mundfeld (Mf). – 1. *Apterogyna schultzei* André (Bradynobaeninae), – 2. *Proscolia spectator* ♀, – 3. Ausschnitt: rechtes Mdl, – 4. *Cosila chilensis* Guér. (Anthoboscinae), linkes Mdl ♀, – 5. Linkes Mdl ♂, – 6. *Elis* spec. (Myzininae) mit ausgestrecktem Labio-Maxillar-Komplex.



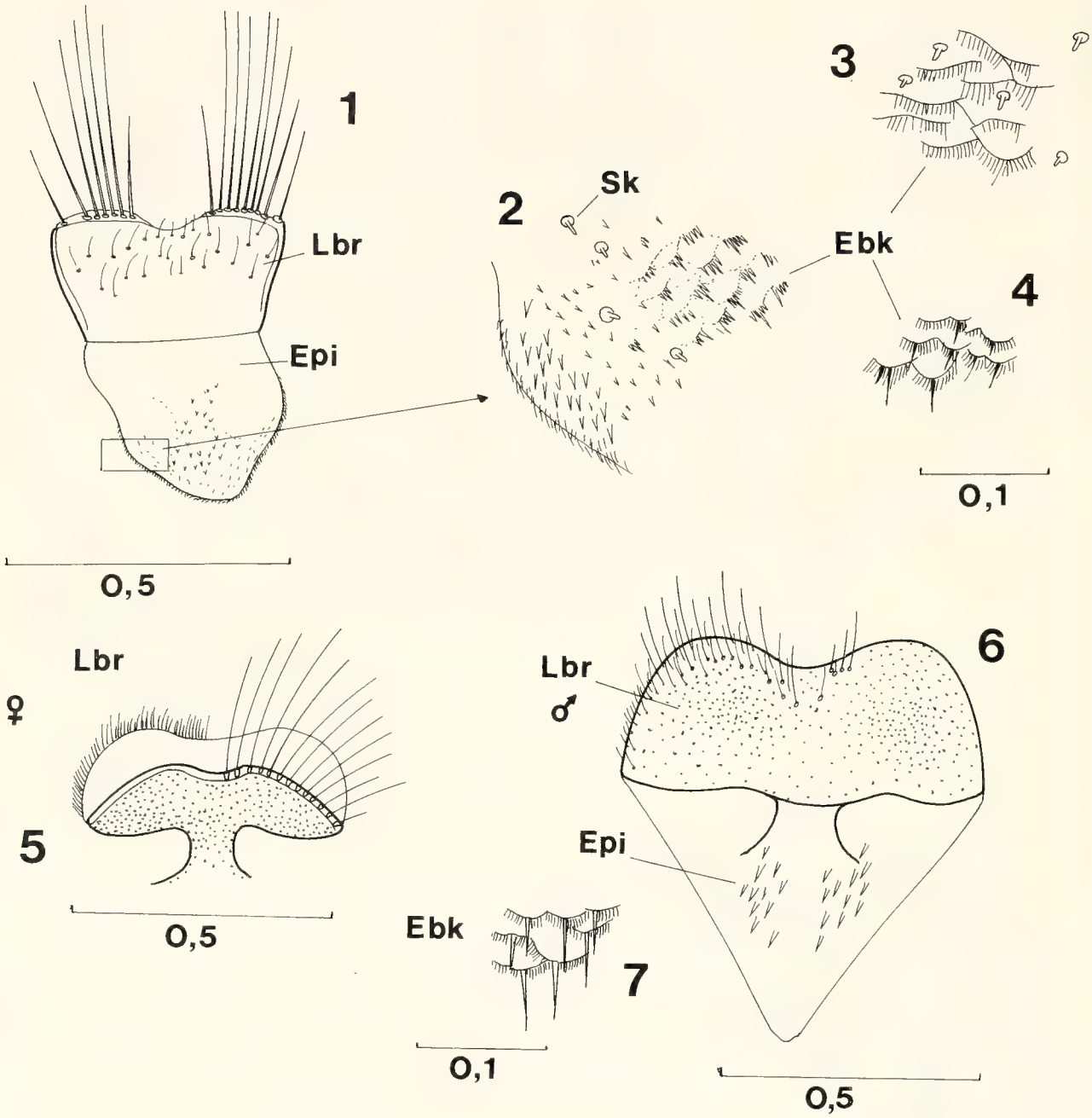
Tafel 4

Fig. 1–4. Trennung von Mandibel-Loch (Mdl) und Mundfeld (Mf). – 1. *Cosila chilensis* (Anthoboscinae) ♂ + ♀, – 2. Maxille von *C. chilensis* ♂, von außen, – 3. *Brachycistis carinata* Fox (Brachycistidinae). – 4. Ausschnitt: linkes Mandibel-Loch.



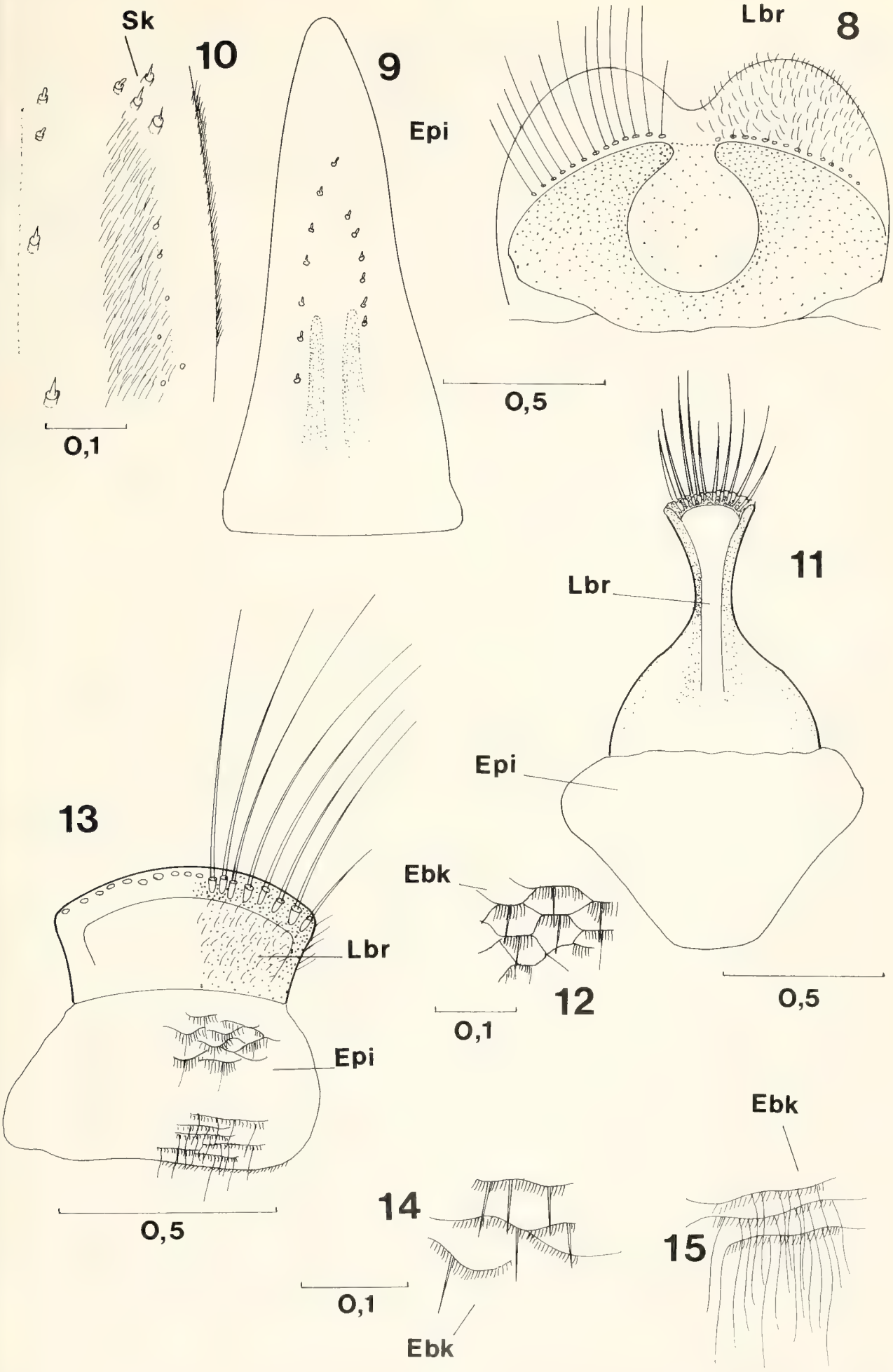
Tafel 5

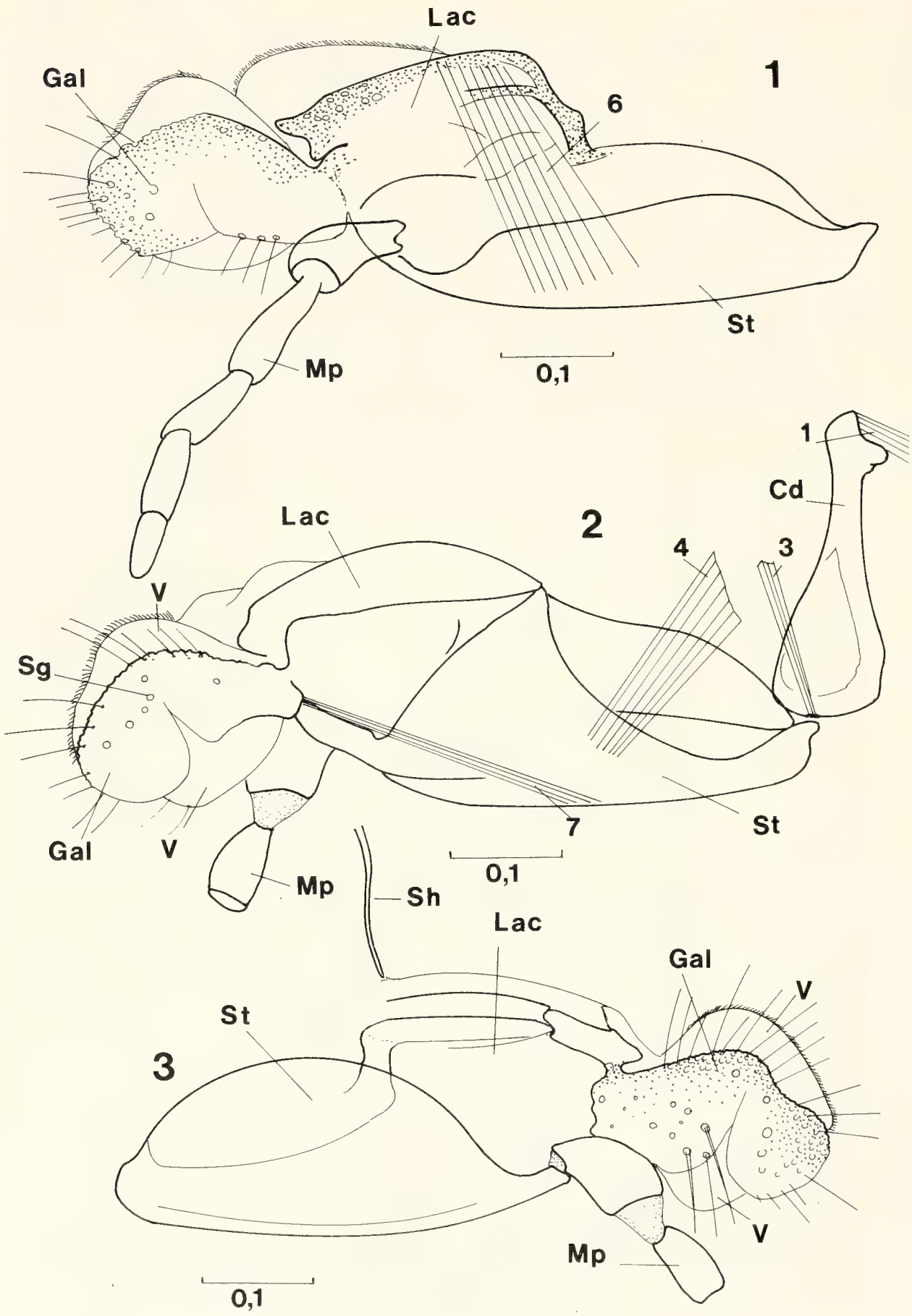
Fig. 1–4. Mandibel-Gelenkungen. – 1. *Proscolia spectator*, rechte Mandibel, – 2. Ausschnitt, – 3. *Meria tripunctata*, linke Mandibel, Ausschnitt, – 4. *Cosila chilensis* ♂ + ♀, linke Mandibel.



Tafel 6 + 7

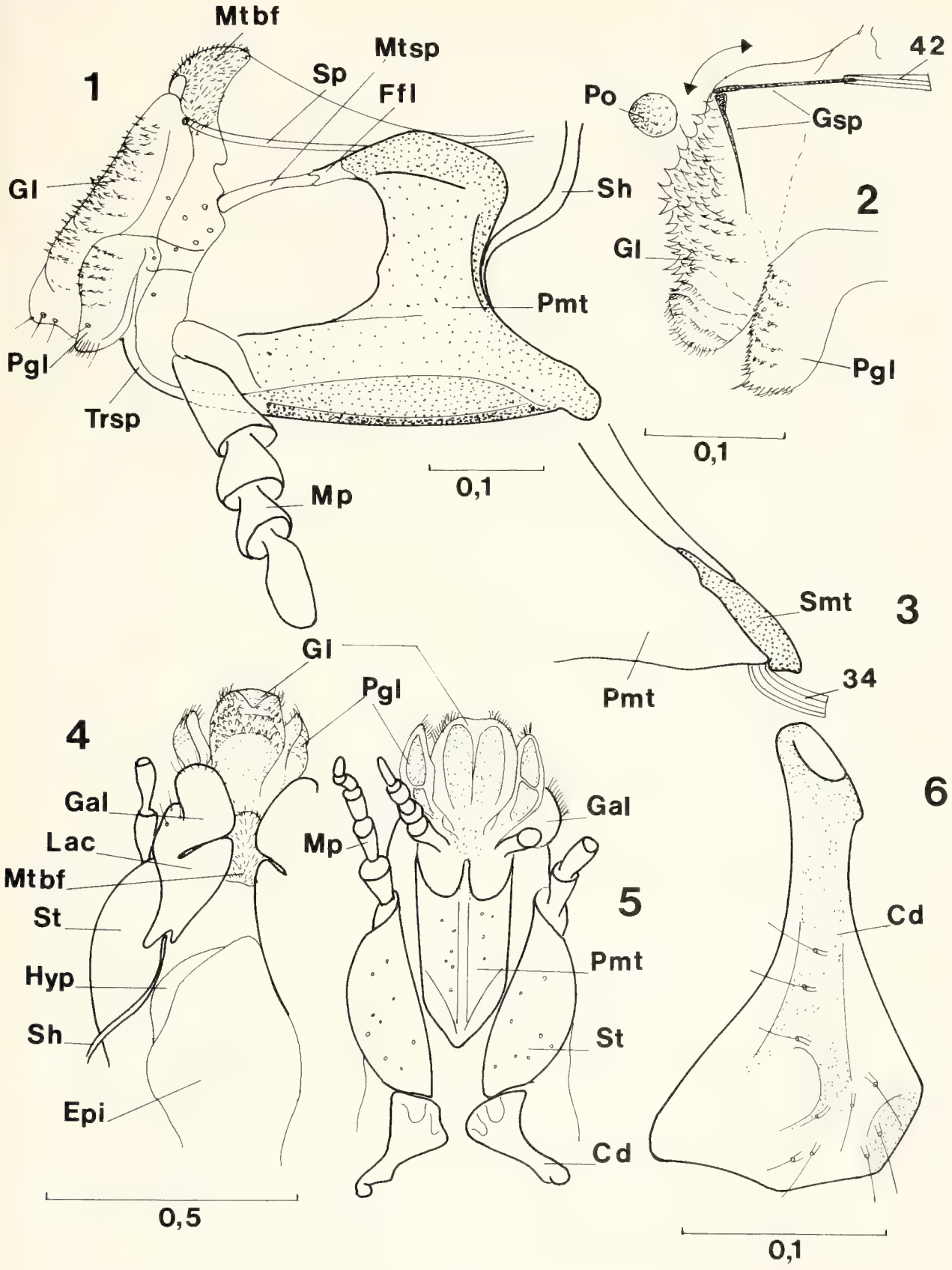
Fig. 1–15. Labrum und Epipharynx. – 1. *Proscolia spectator*, – 2. Ausschnitt, – 3. Epipharynx-Borstenkämme (Ebk) mit Sinneskegeln (Sk), zwischen Epipharynx-Rand und Epipharynx-Mitte, – 4. Epipharynx-Borstenkämme in der Epipharynx-Mitte, – 5. *Meria tripunctata* ♀, – 6. ♂, – 7. Epipharynx-Borstenkämme, – 8. *Colpa interrupta*, – 9. Epipharynx, – 10. Epipharynx-Rand (Ausschnitt), – 11. *Epomidiopteron julii* Romand, – 12. Epipharynx-Borstenkämme, – 13. *Cosila chilensis*, – 14. Ebk im Zentrum, – 15. Ebk am Epipharynx-Vorderrand. [Die Besprechung der Mwz von *Epomidiopteron julii* folgt in einer gesonderten Arbeit.]


Sk
10
9
Epi
Lbr
8
0,1
0,5
11
Lbr
Epi
13
Ebk
Lbr
12
0,1
0,5
Epi
Ebk
14
15
0,1
Ebk



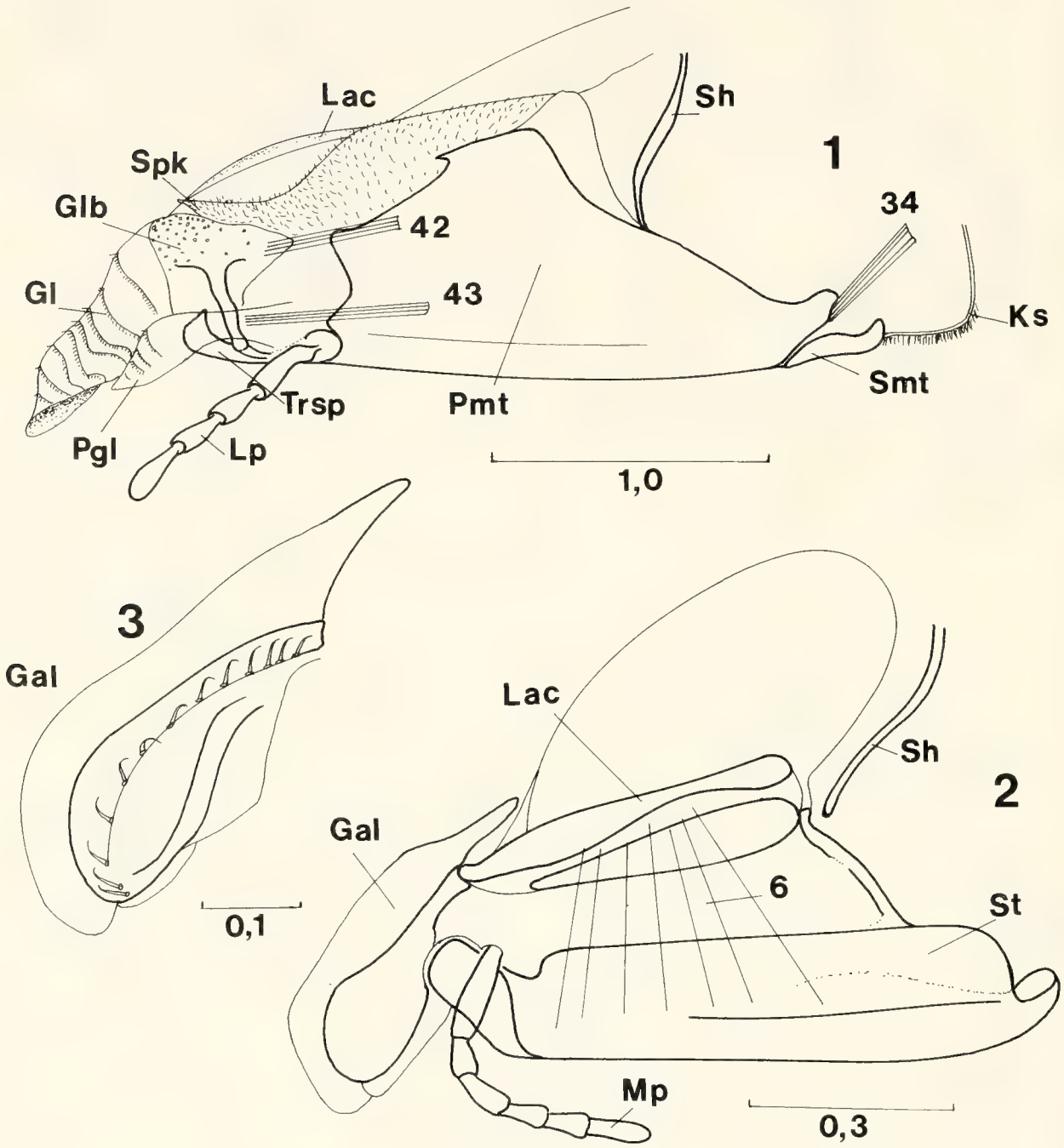
Tafel 8

Fig. 1–3. Maxille von *Proscolia spectator*. – 1. Linke Max. von außen, – 2. Rechte Max. von innen, – 3. Rechte Max. von außen.



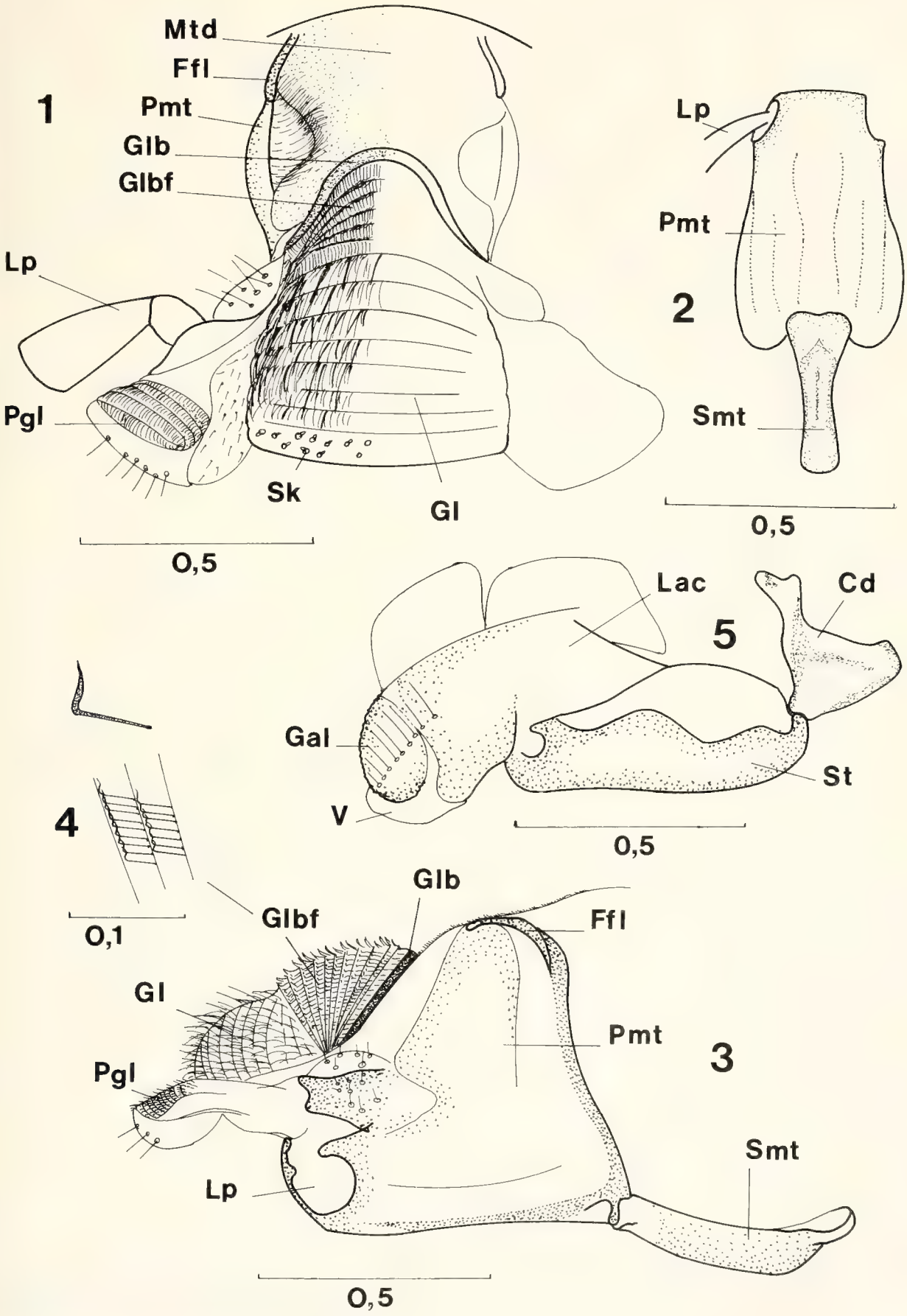
Tafel 9

Fig. 1–6. Labium von *Proscolia spectator*. – 1. Labium lateral, – 2. Glossa und Paraglossen (Pollenraspel), – 3. Verschmelzung Prae- und Submentum (Postmentum), – 4. Labium dorsal, – 5. Labium ventral, – 6. Linker Cardo von außen.



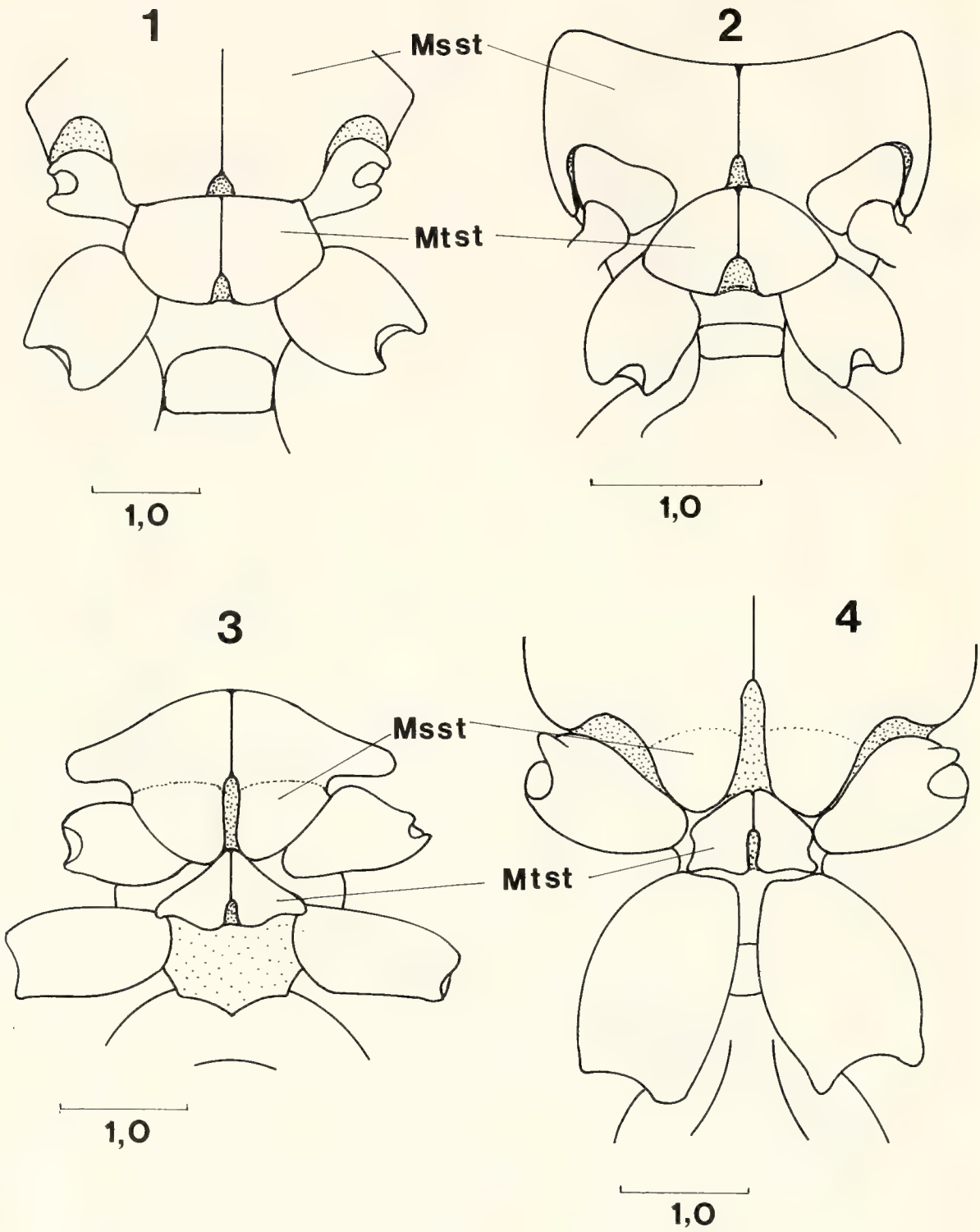
Tafel 10

Fig. 1–3. *Meria tripunctata* ♂. – 1. Labium lateral, – 2. Linke Maxille von außen, – 3. Rechte Galea von innen.



Tafel 11

Fig. 1–5. *Cosila chilensis* (Anthoboscinae). – 1. Labium frontal, – 2. Praementum und Submentum (Postmentum) ventral, – 3. Labium lateral, – 4. Rechtwinklig gebogene Borsten des Glossa-Borstenfeldes (Ausschnitt), – 5. Rechte Maxille von innen.



Tafel 12

Fig. 1–4. Mesosoma ventral. Durch die unterschiedliche Ausbildung von Meso- und Metasternum entstehen graduell unterschiedliche Abstände zwischen den Meso- und Metacoxen. – 1. *Colpa interrupta* (Scoliidae), – 2. *Proscolia spectator*, – 3. *Cosila chilensis* (Anthoboscinae), – 4. *Epomidiopteron julii* (Tiphiinae).

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 415	51 S.	Stuttgart, 30. 6. 1988

Pseudoskorpione aus dem Kaukasus, Teil 2*) (Arachnida)

Pseudoscorpions from the Caucasus, Part 2 (Arachnida)

Von Wolfgang Schawaller, Stuttgart & Selvin Dashdamirov, Baku

SMITHSONIAN
JAN 1 2 1989
LIBRARIES

Mit 92 Abbildungen

Summary

Recently collected pseudoscorpions from the Caucasus (42 species) are dealt with in the same way as in the first contribution to the Caucasian fauna. For nearly all species distribution maps are added. For new species and new synonyms see following chapter "Zusammenfassung".

Zusammenfassung

Neu gesammelte Pseudoskorpione aus dem Kaukasus (42 Arten) werden in der gleichen Weise behandelt wie im ersten Beitrag zur Kaukasischen Fauna. Für nahezu alle Arten wurden Verbreitungskarten erstellt. **Neue Arten**: *Chthonius (C.) azerbaidzhanus* n. sp., – *Chthonius (C.) satapliaensis* n. sp., – *Roncus araxellus* n. sp. **Neue Synonyme**: *Chthonius (K.) shelkovnikovi* ssp. *redikorzevi* Kobakhidze 1961 = *Chthonius (K.) shelkovnikovi* Redikorzev 1930, – *Chthonius tauricus* Beier 1963 = *Chthonius (K.) shelkovnikovi* Redikorzev 1930, – *Dinocheirus panzeri* ssp. *caucasicus* Kobakhidze 1963 = *Dinocheirus panzeri* (C. L. Koch 1837), – *Chernes cimicoides* ssp. *caucasicus* Kobakhidze 1965 = *Chernes cimicoides* (Fabricius 1793), – *Megachernes caucasicus* Krumpal 1986 = *Megachernes pavlovskyi* Redikorzev 1949.

Резюме

Вновь собранные на Кавказе ложноскорпионы (42 видов) представлены так же, как и в первой моей сводке, посвященной кавказской фауне. Для почти всех видов даны карты с их распространением. Новые виды: *Chthonius (C.) azerbaidzhanus n.sp.*, — *Chthonius (C.) satapliaensis n.sp.*, — *Roncus araxellus n.sp.* Новые синонимы: *Chthonius (K.)*

*) Contributions to the fauna of the Caucasus, conducted by S. I. Golovatch and J. Martens 1981, No. 13 – No. 12: Entomofauna 9 (2): 49–68. – Unterstützt durch die Sowjetische Akademie der Wissenschaften (S.I.G., J.M.) und durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (J.M.)

shelkovnikovi ssp. redikorzevi Kobakhidze 1961 = Chthonius (K.) shelkovnikovi Redikorzev 1930, — Chthonius tauricus Beier 1963 = Chthonius (K.) shelkovnikovi Redikorzev 1930, — Dinocheirus panzeri ssp. caucasicus Kobakhidze 1963 = Dinocheirus panzeri (C.L. Koch 1837), — Chernes cimicoides ssp. caucasicus Kobakhidze 1965 = Chernes cimicoides (Fabricius 1793), — Megachernes caucasicus Krumpal 1986 = Megachernes pavlovskyi Redikorzev 1949.

1. Einleitung

Seit dem ersten Beitrag über die Pseudoskorpione des Kaukasus (Schawaller 1983a) hat Dr. S. Golovatch (Moskau) wiederum mehrfach den Kaukasus bereist und erneut zahlreiche Pseudoskorpione, vor allem bodenbewohnende, gesammelt. Zusätzlich stand umfangreicheres Material zur Verfügung, welches einer der Autoren (S. D.) in Azerbaidzhan gesammelt hat, weshalb jetzt – im Gegensatz zum ersten Beitrag – auch die Rindenbewohner gut repräsentiert sind. Unter den bodenlebenden Arten sind die *Neobisium*-Arten im Kaukasus in außerordentlich hoher Zahl vertreten, insgesamt hat einer von uns (W. S.) jetzt über 2 500 Exemplare von dort untersucht. Zu den 10 *Neobisium*-Arten des ersten Beitrags kommen hier noch drei weitere hinzu.

Die Kenntnis der Artgrenzen bei *Neobisium* hat dieses umfangreiche Material wegen morphologischer Variabilität jedoch eher noch erschwert. Bei jeder Art existieren einzelne Individuen, die morphologisch etwas abweichen und die möglicherweise von anderen Autoren als besondere „Arten" beschrieben worden wären. Im Sinne einer biologischen Betrachtung des Artbegriffes halten wir es jedoch für sinnvoller, auf solche Einzelbeschreibungen etwas abweichender Individuen zu verzichten, sie sind taxonomisch nicht nachvollziehbar. Es wäre sehr verdienstvoll, innerhalb der Gattung *Neobisium* neue Artkennzeichen zu suchen, möglicherweise liegen solche Merkmale wie bei anderen Familien auch im Genitalbereich (Mahnert mündliche Mitteilung). Dieser ist allerdings bei *Neobisium* vergleichsweise einfach gebaut und bietet daher wenig Details. Seit dem ersten Beitrag sind von anderen Autoren (Ćurčić 1984, Krumpal 1983, 1986) einige neue *Neobisium*-„Arten" aus dem Kaukasus ohne Berücksichtigung morphologischer Variabilität nach Einzelstücken beschrieben worden; diese müssen hier als fragliche Arten behandelt werden (Kap. 2.19).

Material und Dank

Für die Möglichkeit, dieses interessante und wertvolle Material untersuchen zu können, danken wir herzlich unserem Kollegen und Freund Dr. S. Golovatch (Moskau). Umfangreiches Material wurde auch von einem der Autoren (S. D.) in Azerbaidzhan gesammelt, kleinere Proben stammen von den Kollegen Aliev, Alexeev, Aslanov, Berman, Drapolyuk, Dubovtchenko, Dunin, Ismailov, Kulagina, Mekhtieva, Mikhailov und Rasulova und von anderen. Für die Ausleihe von *Roncus*-Material danken wir Dr. M. Grasshoff (Senckenberg Museum Frankfurt) sowie Dr. B. Hauser und Dr. V. Mahnert (Muséum d'Histoire Naturelle Genève), für die Ausleihe von Chernetiden-Typen Dr. J. Gruber (Naturhistorisches Museum Wien).

Der größte Teil des hier behandelten Materials ist dem Zoologischen Museum der Universität Moskau (*ZMM*) übergeben worden, Material aus Azerbaidzhan befindet sich überwiegend im Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften (Azerbaidzhan-Zweig) in Baku (*IZB*), Doubletten im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (*SMNS* + *Sammlungsnummer*).

2. Die Arten

2.1. *Chthonius (K.) shelkovnikovi* Redikorzev 1930 (Abb. 1–5, 27)

Neue Synonyme: ssp. *redikorzevi* Kobakhidze 1961, *tauricus* Beier 1963.

Material: Azerbaidzhan, Kyurdamir Distr., Kerrar, Luzerne-Feld im Boden, 15. XI. 1979 leg. Rasulova, 18 Expl. (IZB)/4 Expl. (SMNS 2137). – Azerbaidzhan, Lerik Distr., Azerbaidzhan Farm, 800 m, 18. IV. 1972 leg. Rasulova, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lerik Distr., Zuvand, bei Razgev, 1800 m, 30. VI. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Khachmas Distr., Ergyudj, Weingarten, 12. VIII. 1984 leg. Dashdamirov, 4 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Avash, Tal des Vilyash-Chay, 1500 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 7. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Shusha, Tal des Karkar-Chay, 1000 m, 4. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Kyurdamir Distr., Kerrar, im Boden unter *Glycyrrhiza glabra*, 15. IV. 1978 leg. Rasulova, 8 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Zakatali Distr., Gogyam, 500 m, *Fagus orientalis*-Wald, 16. IV. 1986 leg. Kulagina, 3 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2138).

Muchmore (1968, 1969) hat die Typus-Arten von *Kewochthonius* und *Neochthonius* erneut beschrieben. Danach unterscheiden sich beide Taxa hauptsächlich in Form und Position der Coxaldornen: Bei *Kewochthonius* besitzt die Coxa II 6–8 fein gefiederte Dornen in einem kreisförmigen Feld, die Coxa III 4 ähnliche Dornen in einem Quadrat; bei *Neochthonius* besitzen die Coxen II und III lang gefiederte Dornen in einer Querreihe. Ob die Wertung als eigenständige Gattungen aufrecht zu erhalten ist (Leclerc 1983), bleibt abzuwarten – solange nicht alle *Chthonius* (s. str.)-Arten auf dieses Merkmal hin geprüft sind. Wir schließen uns daher der Auffassung von Mahnert (1974 unter *jonicus*) an, der *Neochthonius* und *Kewochthonius* lediglich als Untergattungen von *Chthonius* betrachtet. Nach obigen Merkmalen gehört *shelkovnikovi* zu *Kewochthonius* (wie wohl alle europäischen „*Neochthonius*"-Arten, Mahnert l. c.). Die Zugehörigkeit dieser Art zu *Mundochthonius* (wie in der Originalbeschreibung) ist sicher falsch (Schawaller 1983 a).

Beier (1963) beschrieb *Chthonius tauricus* von mehreren Fundorten in ganz Anatolien, danach (zum Beispiel Beier 1969) von weiteren anatolischen Fundorten und auch aus dem Iran (Mahnert 1974) liegt ein Nachweis vor. Nach der Originalbeschreibung finden wir keine signifikanten Unterschiede gegenüber *shelkovnikovi*, weshalb wir *tauricus* als Synonym von *shelkovnikovi* betrachten. Die Subspezies *redikorzevi* Kobakhidze 1961 aus dem Kaukasus ist ebenfalls ein Synonym der Nominatart, da die bei der Subspezies-Beschreibung angegebenen Proportionen durchaus in das Variationsspektrum von *shelkovnikovi* fallen.

Jetzt liegt erstmalig zahlreicheres Material aus dem Kaukasus vor. Danach ist *shelkovnikovi* eine weiter verbreitete Art, die in verschiedenen Lebensräumen lebt. Bevorzugt wird das obere Boden-Stratum (bis 10 cm Tiefe) unter kompakt liegenden Steinen, aber die Art kommt auch in der aufliegenden Pflanzenstreu vor. Die Vertikalverbreitung erstreckt sich bis 1800 m.

Das einzige Typus-Exemplar (Leningrad-Museum) ist vermutlich verloren gegangen, der locus typicus liegt bei Stepanavan (früher Djelal-Ogly) in Armenien (Karte Abb. 27). Dr. Golovatch hat in der Umgebung von Stepanavan gesammelt, aber leider diese Art nicht finden können.

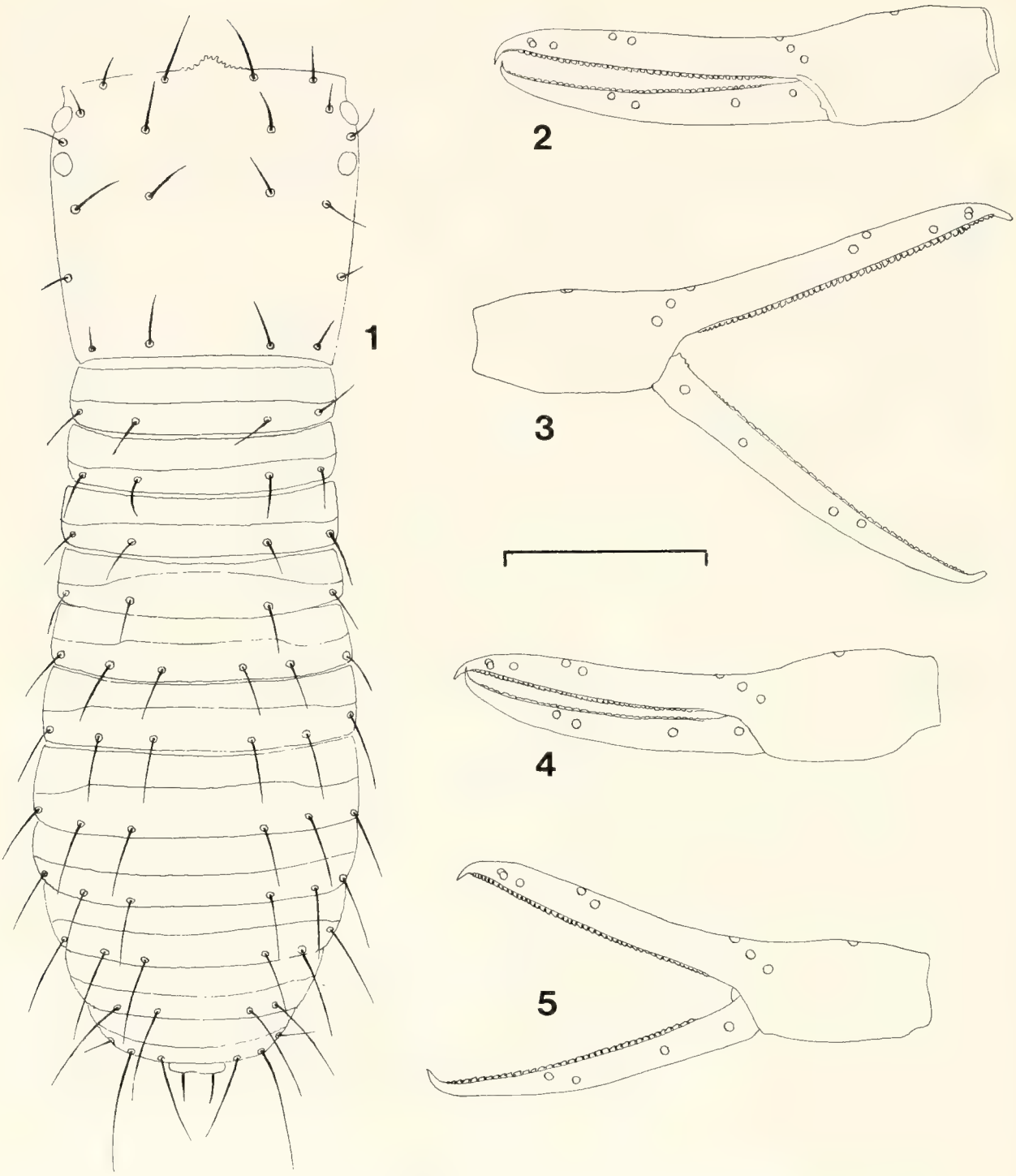


Abb. 1–5. *Chthonius* (K.) *shelkovnikovi*. – 1. Carapax und Abdomen von dorsal, ♀ von Kerrar, IZB; – 2. Chela von lateral, ♂ von Kerrar, IZB; – 3. Chela von lateral, ♂ von Azerbaidzhan Farm, IZB; – 4. Chela von lateral, ♀ von Ergyudj, IZB; – 5. Chela von lateral, ♀ von Shusha, IZB. – Maßstrich: 0.2 mm.

2.2. *Chthonius (C.) azerbaidzhanus* **n. sp.** (Abb. 6–11, 27)

♀ Holotypus: USSR, Azerbaidzhan, Shemakha Distr., 27. V. 1983 leg. Ismailov (ZMM). Paratypen: Zusammmen mit Holotypus, 1 ♀ (ZMM)/1 ♀ (SMNS 1577).

Diagnose: Eine Art der Untergattung *Chthonius* s. str. aus der Verwandtschaft von *troglobius* Hadži 1937 und *imperator* Mahnert 1978, von beiden unterscheidet sie sich hauptsächlich durch das Vorhandensein eines Epistom, andere Pedipalpen-Proportionen und durch die Carapax-Chaetotaxie.

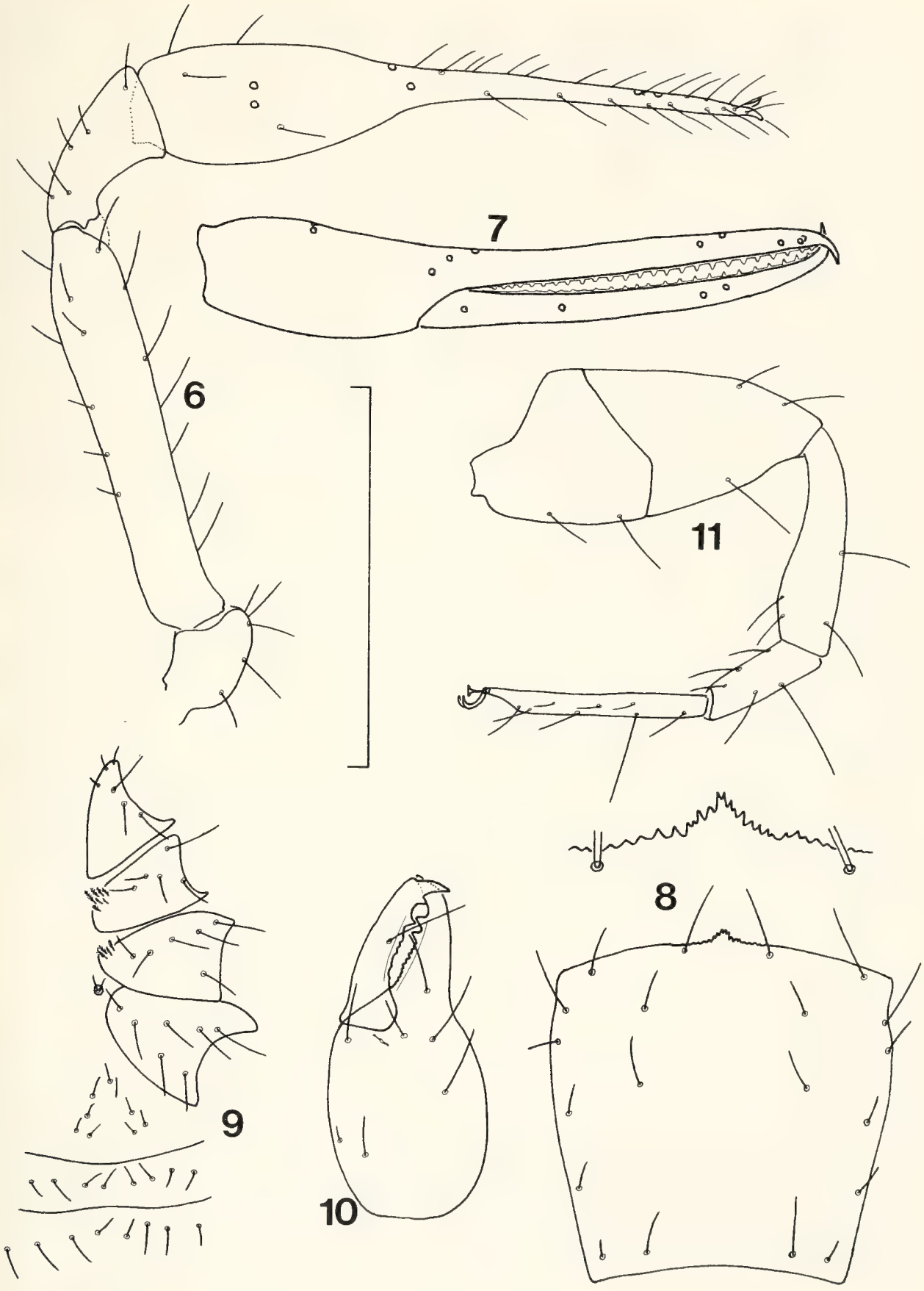


Abb. 6–11. *Chthonius (C.) azerbaidzhanus* n. sp., Paratypus ♀, SMNS 1577. – 6. Pedipalpus, – 7. Chela von lateral mit Trichobothriotaxie und Bezahnung, – 8. Carapax mit Chaetotaxie und vergrößert gezeichnetem Epistom, – 9. Coxen der Laufbeine mit Chaetotaxie und Coxaldornen sowie Beborstung des Genitalfeldes, – 10. Chelicere mit Chaetotaxie, – 11. Laufbein IV mit Taxie der Tastborsten. – Maßstrich: 0.5 mm.

Beschreibung (♀): Carapax (medial 0.45 mm lang) so lang wie breit, caudal verengt, Vorderrand mit gezähntem Epistom, ohne Augen oder Augenflecke; mit insgesamt 20 Borsten (Taxie siehe Abb. 8). Tergitbeborstung: 4-4-4-6-6-6-6-6-6-4-4. Beborstung der ♀ Genitalregion: Abb. 9. Lobus der Gnathocoxen mit 2 Borsten, Pedipalpencoxa mit 3, Coxa I mit 3 + 3 Marginalbörstchen, Coxa II mit 5 + (7–9) Coxaldornen, Coxa III mit 6 + (4–5) Coxaldornen, Coxa IV mit 7 Borsten (Abb. 9). Cheliceren (Abb. 10) mit 7 Stammborsten, fester Finger basal mit 8 kleinen und distal 2 großen Zähnen, beweglicher Finger basal nur schwach gezähnt, distal mit 2 großen Zähnen; Spinnhökker nur schwach vorragend; Flagellum mit 10 Borsten. Pedipalpen (Abb. 6–7): Femur mit 7 internen, 2 dorsalen und 5 externen Borsten, (0.54/0.10 mm) 5.4x, Tibia (0.23/0.12 mm) 1.9x, Chela (0.82/0.16 mm) 5.1x länger als breit, fester Finger 1.55x länger als Hand; fester Finger mit 25 aufrecht stehenden Zähnen bis zur Basis, die Zähne mehr als ihr Basisdurchmesser voneinander getrennt; beweglicher Finger mit etwa 18 Zähnen bis zum Tasthaar *sb* im gleichen Abstand wie auf dem festen Finger, proximal von *sb* in eine gezähnte Lamelle übergehend; Taxie der Trichobothrien: Abb. 7. Laufbein IV (Abb. 11): Femur (0.45/0.19 mm) 2.3x, Tibia (0.30/0.08 mm) 3.9x, Tarsus I (0.16/0.06 mm) 2.7x, Tarsus II (0.30/0.03 mm) 10.0x länger als breit; Tarsus I mit 1 Tastborste (TS = 0.37), Tarsus II mit 1 Tastborste (TS = 0.30).

Beziehungen: Die Form und Bezahnung der Pedipalpen-Chela ist ähnlich wie bei *troglobius* Hadži 1937 aus Serbien und *imperator* Mahnert 1978 aus Griechenland, beide beschrieben nach Höhlenpopulationen. Von diesen unterscheidet sich *azerbaidzhanus* n. sp. vor allem durch andere Pedipalpen-Proportionen (der Femur ist viel plumper), andere Carapax-Chaetotaxie (Hinterrand mit 4 Borsten, die lateralen verkürzt) und durch das Vorhandensein eines deutlichen Epistom. Diese Unterschiede gelten nach bisherigem Wissensstand als spezifisch. Außerdem ist ganz unwahrscheinlich, daß die serbischen und griechischen Höhlenpopulationen und die jetzt vorliegenden Freilandfunde aus Azerbaidzhan der gleichen Biospezies angehören. Dieser Verwandtschaftsgruppe ist auch die folgende Art *satapliaensis* n. sp. zuzuordnen (aus einer Höhle in Georgien).

2.3. *Chthonius (C.) satapliaensis* **n. sp.** (Abb. 12–17, 27)

♀ Holotypus: USSR, Georgien, Kutaissi Distr., Sataplia Reservat, Höhle Sataplia-II, 28. I. 1987 leg. Makarov et al. (ZMM).

Diagnose: Eine Art der Untergattung *Chthonius* s. str. aus der Verwandtschaft von *azerbaidzhanus* n. sp. und *imperator* Mahnert 1978. Von ersterer Art unterscheidet sie sich durch andere Pedipalpenproportionen (insbesondere längerer Femur), andere Coxal-Chaetotaxie (insbesondere höhere Zahl der Coxaldornen), andere Chaetotaxie der Cheliceren und durch die absoluten Maße. Von *imperator* ist sie hauptsächlich durch das Vorhandensein eines Epistom, andere Pedipalpen-Proportionen und durch die Carapax-Chaetotaxie getrennt.

Beschreibung (♀): Carapax (medial 0.56 mm lang) so lang wie breit, caudal verengt, Vorderrand mit schwach vorragendem gezähnten Epistom, ohne Augen oder Augenflecke; mit insgesamt 20 Borsten (Taxie siehe Abb. 14). Tergitbeborstung 4-4-4-4-6-6-6-6-6-6-4. Beborstung der ♀ Genitalregion: Abb. 15. Lobus der Gnathocoxen mit 2 Borsten, Pedipalpencoxa mit 3, Coxa I mit 4 + 3 Marginalbörstchen, Coxa II mit 5 + 12 Coxaldornen, Coxa III mit 7 + 6 Coxaldornen, Coxa IV mit 7 Borsten (Abb. 15). Cheliceren (Abb. 16) mit 6 Stammborsten, fester Finger basal mit 9 kleinen und distal mit

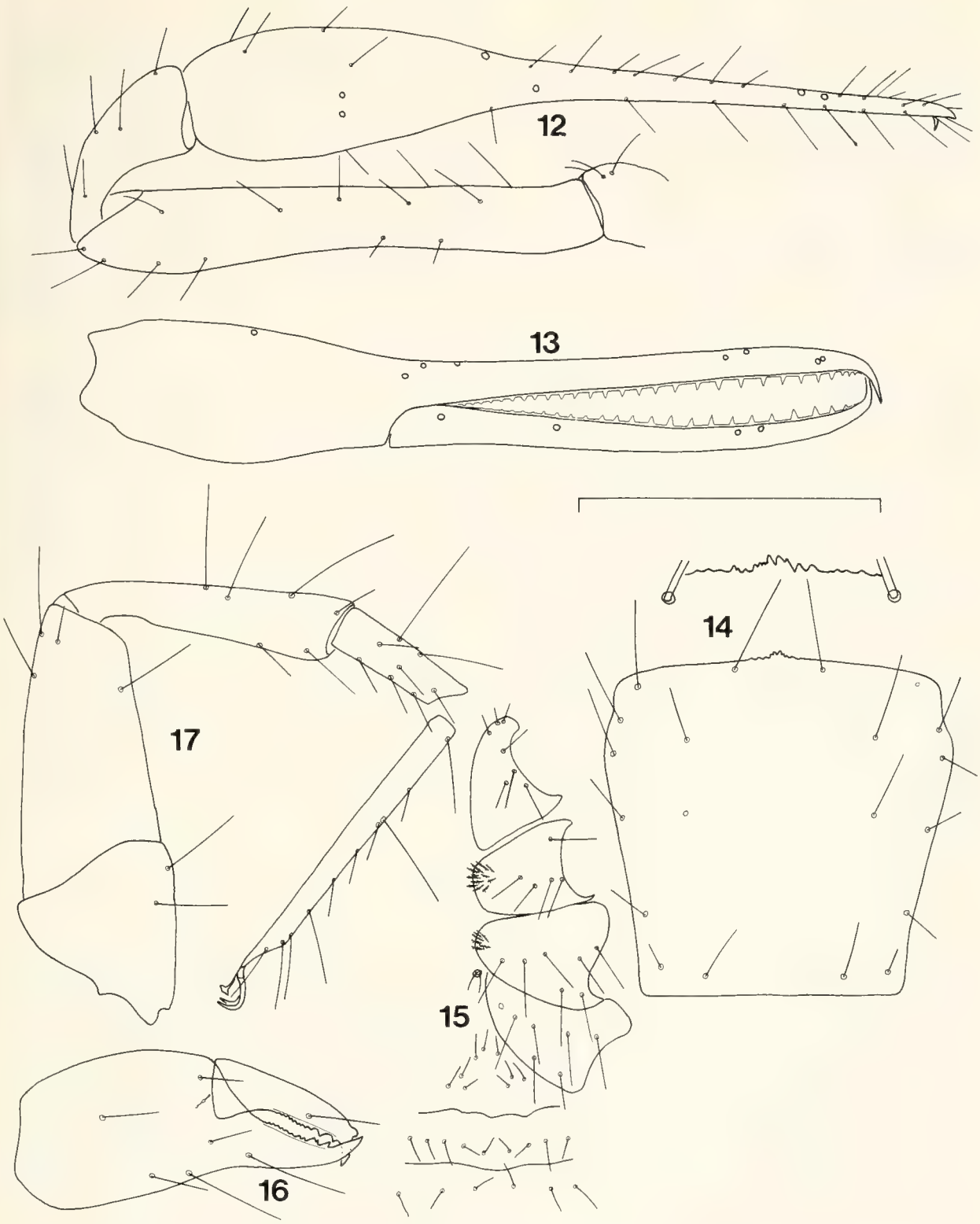


Abb. 12–17. *Chthonius (C.) satapliaensis* n. sp., Holotypus ♀, ZMM. – 12. Pedipalpus, – 13. Chela von lateral mit Trichobothriotaxie und Bezahnung, – 14. Carapax mit Chaetotaxie und vergrößert gezeichnetem Epistom, – 15. Coxen der Laufbeine mit Chaetotaxie und Coxaldornen sowie Beborstung des Genitalfeldes, – 16. Chelicere mit Chaetotaxie, – 17. Laufbein IV mit Taxie der Tastborsten. – Maßstrich: 0.5 mm.

2 großen Zähnen, beweglicher Finger ebenfalls basal mit 9 kleinen und distal mit 2 großen Zähnen; Spinnhöcker deutlich; Flagellum mit 10 Borsten, Pedipalpen (Abb. 12–13): Femur mit 7 internen und 6 externen Borsten, (0.86/0.14 mm) 6.1x, Tibia (0.34/0.15) 2.2x, Chela (1.28/0.22) 5.8x länger als breit, fester Finger 1.47x länger als Hand; fester Finger mit 28 aufrecht stehenden Zähnen bis zur Basis, die Zähne mehr als ihr Basisdurchmesser voneinander getrennt; beweglicher Finger mit 18 Zähnen bis zum Tasthaar *sb* im gleichen Abstand wie auf dem festen Finger, proximal von *sb* in eine gezähnte Lamelle übergehend; Taxie der Trichobothrien: Abb. 13. Laufbein IV (Abb. 17): Femur (0.71/0.25 mm) 2.8x, Tibia (0.42/0.11) 3.8x, Tarsus I (0.24/0.07) 3.9x, Tarsus II (0.52/0.04) 11.5x länger als breit; Tarsus I mit 1 Tastborste (TS = 0.40), Tarsus II mit 1 Tastborste (TS = 0.36).

Beziehungen: Diese erste cavernicole *Chthonius*-Art aus dem Kaukasus hat große Ähnlichkeit mit *azerbaidzhanus* n. sp., unterscheidet sich aber in einigen Merkmalen: Pedipalpen-Proportionen (Femur deutlich länger), Carapax (Epistom schwächer), Coxal-Chaetotaxie (insbesondere Coxaldornen zahlreicher), Chaetotaxie der Cheliceren (6 Stammborsten), absolute Maße (Tier bedeutend größer). Es ist aber nicht auszuschließen, daß diese Unterschiede ganz oder teilweise in die Variationsbreite einer einzigen Biospezies fallen – wenn weiteres Material beider Arten gefunden werden kann. Bis dahin scheint es uns jedoch berechtigt und sinnvoll, diese Population in der Sataplia-Höhle als eigene Art zu kennzeichnen.

Von anderen Arten der Gattung mit ähnlicher Pedipalpen-Form und -Bezahnung (etwa *imperator* Mahnert 1978 aus Griechenland) unterscheidet sich *satapliaensis* n. sp. (wie *azerbaidzhanus* n. sp., siehe dort) hauptsächlich durch das Vorhandensein von 4 Borsten auf dem Carapax-Hinterrand und durch das Vorhandensein eines mehr oder weniger ausgeprägten Epistom.

2.4. *Chthonius (E.) tetrachelatus* (Preyssler 1790) (Abb. 18–27)

Material: Armenien, Kafan Distr., Shikahoh Reservat, Tsav, 1000 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 29. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Armenien, Ekheknut, 20 km N Kirovakan, 1200–1250 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 23. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Armenien, Gandakar, S Idjevan, 1000 m, *Quercus-Corylus*-Busch, 28. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Armenien, zwischen Alaverdi und Bagratashen, *Carpinus*-Wald, 24. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, 10 km SE Lerik, Farm Azerbaidzhan, 550 m, *Quercus-Carpinus-Alnus*-Streu am Fluß, 12. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Apo, 8 km SW Alexeevka, *Quercus-Acer-Carpinus-Parrotia*-Streu, 250–370 m,14.–16. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1576). – Azerbaidzhan, Astara Distr., Istisu, 8 km WSW Astara, 10–30 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Streu, 18. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 3–4 km SE Shemakha, Weingärten, XI. 1983 leg. Ismailov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Zakatali, Dzhar, am Fluß Tarykchay, 1000 m, *Fagus*-Wald, 8. VI. 1986 leg. Mikhailov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Shusha, 1370 m, 3. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 11 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2132). – Gleicher Ort, 1300 m, 7. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 4 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Dashalty-Tal, S Shusha, 16. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 3 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, Tal des Karkar-Chay bei Shusha, 1000 m, 4. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 7 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2136). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Shusha, 1300 m, Friedhof unter Steinen, 13. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., Chaykend, 1000 m, 20. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., beim See Gey-Giol, 1500 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 22. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 3 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2135). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., Adjikend, 1500 m, 19. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2134). –

Azerbaidzhan, Khanlar Distr., Khanlar, 600 m, 8. V. 1986 leg. Dunin, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Fizuli Distr., Kadjar, 500 m, *Quercus-Carpinus*-Wald, 11. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Shusha, Isa-Bulag-Quelle, 1300 m, *Carpinus*-Wald, 15. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 4 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Avash, Tal des Vilyash-Chay, 2000 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 6.–11. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 5 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, 1500 m, 8. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Massaly Distr., Istisu, Tal des Vilyash-Chay, 1. VI. 1984 leg. Kulagina, 7 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lerik Distr., Zuvand, Razgev, 1800 m, 30. VI. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Baku, Friedhof unter Stein bei Ameisen, 2. V. 1987 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Astara Distr., Lorbeer-Pflanzung, 13. V. 1969 leg. Rasulova, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Astara Distr., Istisu, *Carpinus-Quercus*-Wald, 15. IV. 1984 leg. Kulagina, 7 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Zakatali Staatsreservat, Matsekh, 700 m, *Fagus orientalis*-Streu, 28. VI. 1986 leg. Aliev, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Zakatali Distr., Gogyam, 500 m, *Fagus orientalis*-Wald, 16. IV. 1986 leg. Kulagina, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Alexeevka, Tee-Plantage, 8. II. 1970 leg. Rasulova, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Hyrcan Staatsreservat, 7. II. 1970 leg. Rasulova, 3 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, 15.–16. X. 1970 leg. Rasulova, 4 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, Wald von *Parrotia persica* und *Quercus castaneifolia*, 14. IV. 1970 leg. Rasulova, 1 Expl. (IZB). – Gleicher Ort und Wald, 15. IX. 1984 leg. Kulagina, 25 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2133). – Azerbaidzhan, Khachmas Distr., Ergyudj, Weingärten, 12. VIII. 1984 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, 15 km WSW Mardekert, 1100 m, *Quercus-Fagus-Acer*-Wald, 2. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 12 km E Ismailly, Tal des Girdyman-Chay, 850–880 m, *Fagus-Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 1. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, SE Zakatali, Perzivan, 600 m, *Quercus-Fagus*-Wald, 3. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nadirkhanly, 12 km NE Kelbadjar, 1200 m *Fraxinus-Juglans*-Bestand, 1. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 5 km N Kutkashen, 1150–1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 2. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 4 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 2188). – Azerbaidzhan, Chilisa, 7 km N Kelbadjar, 1450–1500 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, zwischen Kelbadjar und Istisu, 1550 m, *Quercus-Acer*-Busch, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Myussera Reservat, 20–130 m, Laubmischwald mit *Castanea, Alnus*, 8.–10. IV. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1574). – Georgien, NE Poti, Chaladidi, *Alnus-Quercus-Fraxinus*-Wald in Sumpf, 13. IV. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, Surami (= Rikoti) Pass, 1000 m, *Fagus-Alnus-Castanea-Rhododendron*-Wald, 14. IV. + 17. V. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien. Abkhazia, Gudauta Distr., 1–3 km N Duripsh, 300–400 m, *Buxus-Fagus*-Streu, 9. IX. 1985 leg. Ushakov, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Gumista Staatsreservat, 6. VI. 1982 leg. Boháč, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi, Botanischer Garten, 20. VIII. 1986. leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, N Zugdidi, Rike, feuchtes *Alnus*-Gebüsch, 24. IX. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m, *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM).– Georgien, Babaneuri Staatsreservat, 16 km ENE Akhmeta, 500 m, *Fagus-Quercus-Carpinus*-Wald, 4.–5. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Batsaro Staatsreservat, 20 km N Akhmeta, 850 m, *Fagus-Castanea*-Wald, 5.–6. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 4 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 2207). – Georgien, N Kvareli, 700–750 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*-Wald, 4. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 9 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 2194). – Georgien, Mukhura, 15 km E Tkibuli, 700–800 m, *Castanea-Fagus-Carpinus*-Wald, 7.–9. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (SMNS 2198). – Georgien, Mariamdjvari Staatsreservat, ENE Sagaredjo, 1150–1250 m, *Fagus-Carpinus-Acer-Pinus*-Wald, 13.–14. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Saguramo Staatsreservat, NE Mtskheta, Zedazeni, 1100–1200 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 20. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Krasnoder Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald mit einzelnen *Fagus*, 15. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, 8 km E Khosta, *Buxus-Fagus-Acer*-Wald, 16. V. 1985 leg. Golovatch, 3 Expl. (SMNS 1575). – N Osetia, Staatsreservat, Alagir, 650 m, *Fagus*-Wald, 13.–14. V. 1981 leg. Matveeva, 4 Expl. (ZMM). – N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Buron, 27. VII. 1976 leg. Rybin, 3 Expl. (ZMM).

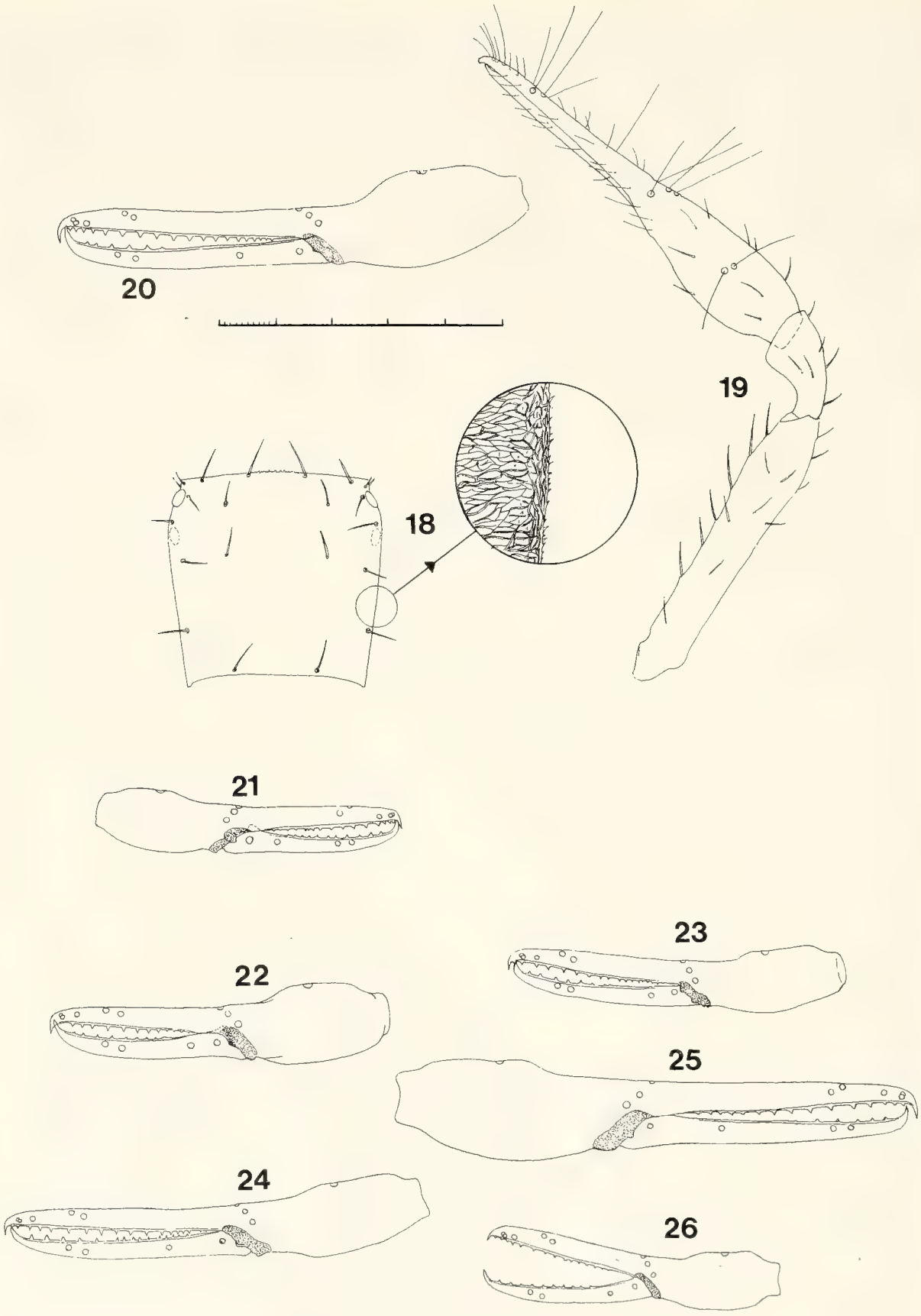


Abb. 18–26: *Chthonius (E.) tetrachelatus*. – 18. Carapax mit Chaetotaxie und vergrößert gezeichneter Mikrostruktur, ♂ von Shusha, IZB; – 19. Pedipalpus, ♂ von Shusha, IZB; – 20. Chela von lateral, ♂ von Shusha, IZB; – 21. Chela von lateral, ♂ von Gey-Giol, IZB; – 22. Chela von lateral, ♀ von Avash, IZB; – 23. Chela von lateral, ♂ von Razgev, IZB; – 24. Chela von lateral, ♂ von Baku, IZB; – 25. Chela von lateral, ♀ von Matsekh, IZB; – 26. Chela von lateral, ♂ von Ergyudj, IZB. – Maßstrich: 0.5 mm.

Möglicherweise handelt es sich bei dem untersuchten Material um mehrere Arten. Größe, Proportionen der Pedipalpen-Chela, Trichobothrien-Taxie, Zahl und Anordnung der Zähne auf den Pedipalpen-Fingern, Carapax-Hinterrand mit nur 2 oder 2 und 2 zusätzlichen Mikrochaeten, sind außerordentlich variabel (Abb. 18–26), nicht nur bei Exemplaren von verschiedenen Fundorten, sondern auch innerhalb einunddersselben Population. CALLAINI (1984) hat versucht, alle Arten der Untergattung *Ephippiochthonius* in einem Bestimmungsschlüssel zusammenzufassen, betont aber selbst die noch vorhandene Problematik. Da es uns nicht gelungen ist, bei dem reichhaltigen Kaukasus-Material signifikante Artgrenzen zu erkennen, belassen wir vorläufig alle Funde bei *tetrachelatus*. Vielleicht handelt es sich bei den Arten *anatolicus* Beier 1969, *iranicus* Beier 1971 und *romanicus* Beier 1935, alle von nahegelegenen Lokalitäten in der Türkei und im Iran, um Synonyme von *tetrachelatus*. Nach den Beschreibungen fallen sie alle in das Variabilitätsspektrum der kaukasischen Funde – wenn es sich denn um eine einzige Biospezies handeln würde.

2.5. *Neobisium alticola* Beier 1973 (Abb. 28, 33)

Material: Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, S Bichenek Pass, Shakhbuz, 1900 m, *Quercus*-Wald, 22. IV. 1983 leg. GOLOVATCH, 1 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1633). – Azerbaidzhan, Talysh, Lerik Distr., Zuvand, Galabyn, 1700–2000 m, unter Steinen am Hang, 10.–11. X. 1983 leg. GOLOVATCH, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Zakatali Reservat, SE-Hang vom Berg Ruchigel, obere Waldgrenze, 2000–2200 m, 13.–14. VI. 1986 leg. MIKHAILOV, 1 Expl. (ZMM).

Die vorliegende Serien haben wir dieser Art (Locus typicus: Berg Ararat, 3800–4100 m) zugeordnet, vor allem wegen der Stellung des Tasthaares *ist*, das ziemlich genau in der Fingermitte inseriert (Abb. 28). Nur bei dem Einzeltier aus dem Zakatali-Reservat steht *ist* leicht distal der Mitte. Die Pedipalpen-Proportionen der neuen Funde entspre-

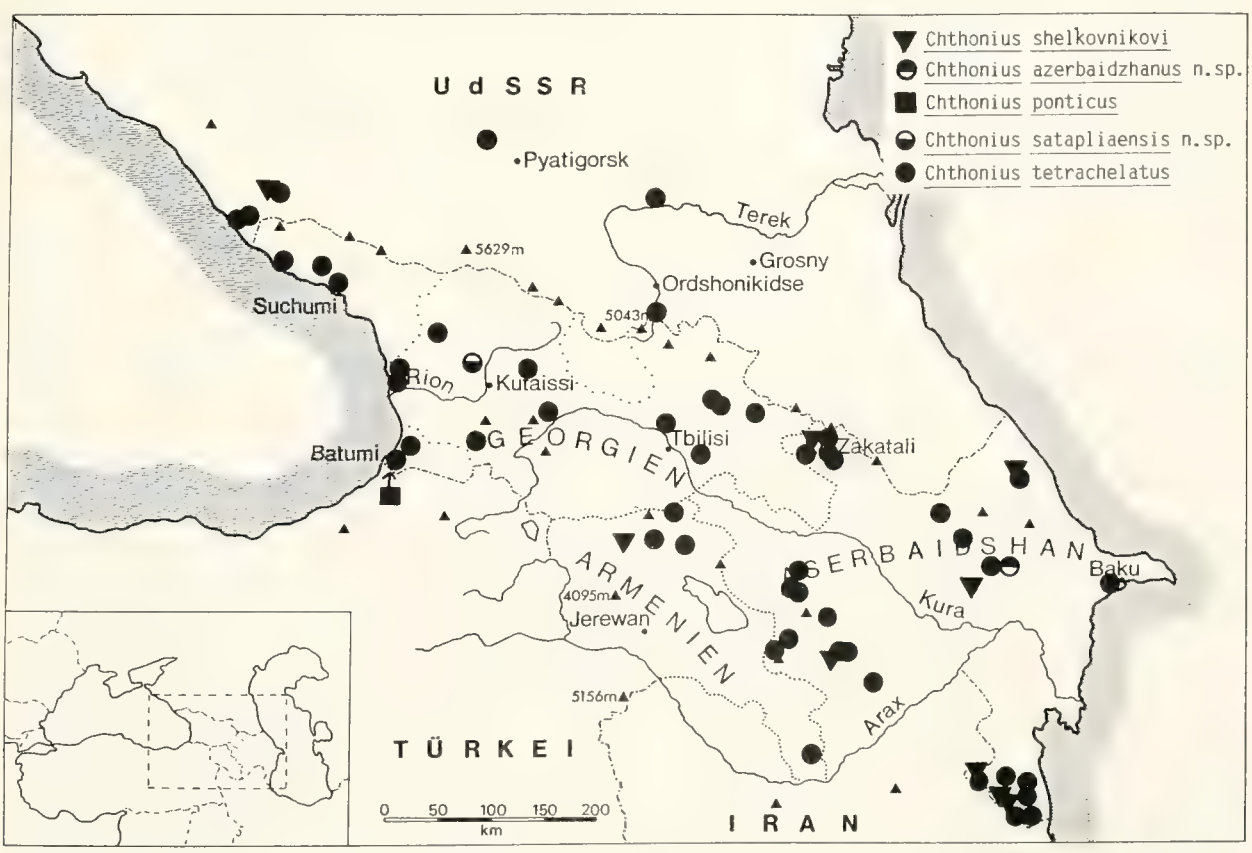


Abb. 27. Fundorte von *Chthonius*-Arten im Kaukasus.

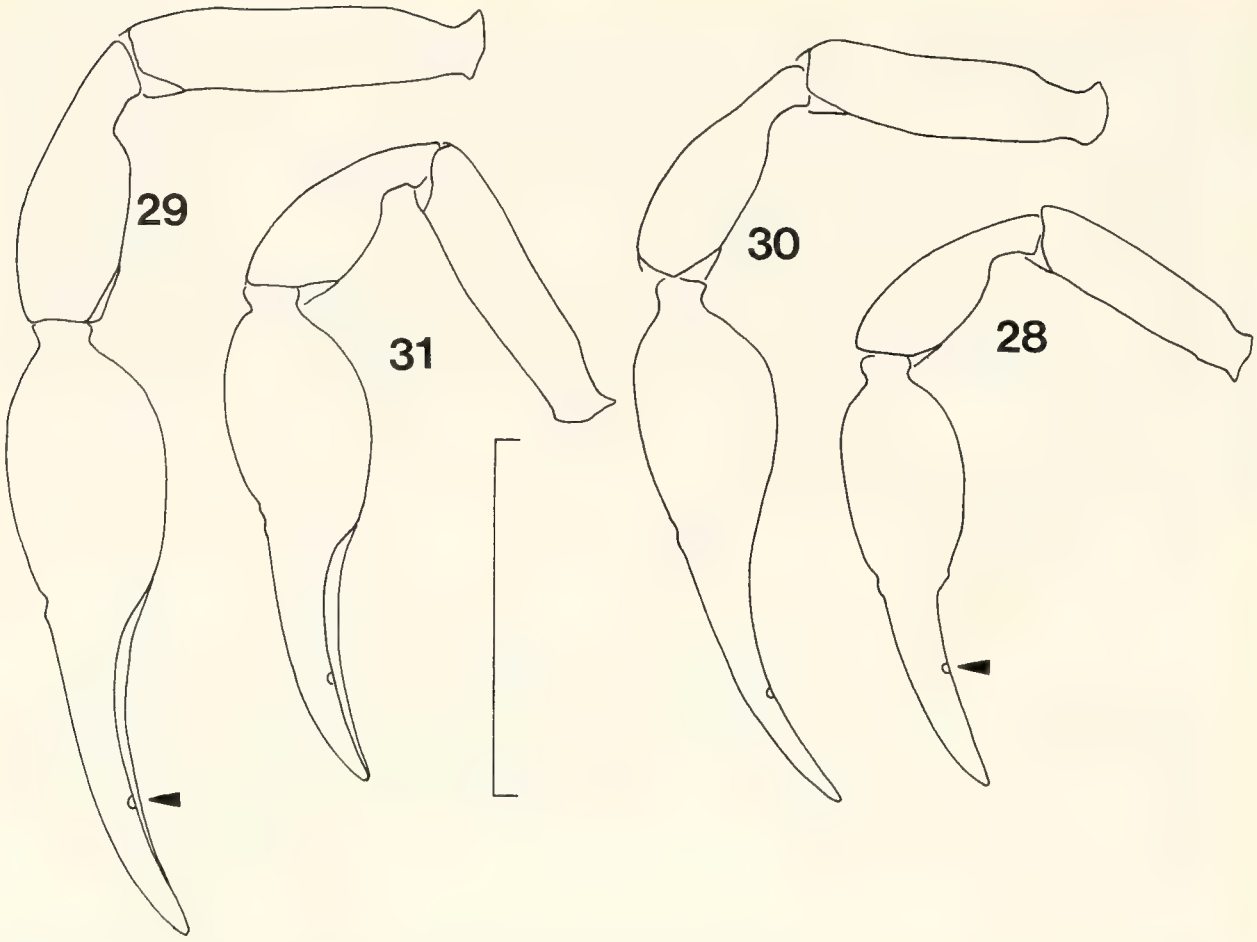


Abb. 28–31. *Neobisium alticola*, SMNS 1633 (28) und *Neobisium antolicum* aus Armenien, Dilizhan Reservat, SMNS 1628 (29); aus dem Iranischen Azerbaidzhan, SMNS 47 (30); aus Armenien, Lermontovo, SMNS 1632 (31). – 28–31. Pedipalpus. – Maßstrich: 1 mm.

chen denen der Originalbeschreibung. Den publizierten Nachweis dieser Art im Iranischen Azerbaidzhan (Schawaller 1983b) muß ich hier revidieren, dieses Material gehört zu *anatolicum* Beier 1949 (Kap. 2.6.).

2.6. *Neobisium anatolicum* Beier 1949 (Abb. 29–31, 33)

Material: Armenien, Dilizhan Reservat, Akhnabat-Tal bei Salakh, 1400–1500 m, *Fagus-Taxus-Carpinus*-Wald, 17. IV. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1628). – Armenien, Kafan Distr., Shikahoh Reservat, Shikahoh, 900–950 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 28. IV. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Armenien, Lermontovo, 10 km E Kirovakan, 1500 m, *Fagus*-Wald mit einzelnen *Quercus* + *Acer*, 15. XI. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1632). – Armenien, Kirovakan, 1600 m, *Quercus-Acer-Fagus*-Wald, 22.–23. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 12 Expl. (ZMM)/12 Expl. (IZB)/5 Expl. (SMNS 2192). – Armenien, Berdavan, 10 km N Noemberian, 900–950 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 24.–25. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 3 Expl. (ZMM). – Armenien, Gundakar, S Idjevan, 1000 m, *Quercus-Corylus*-Busch, 28. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 7 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 5 km N Kutkashen, 1150–1200 m, *Fagus-Carpinus*, 2. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 9 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 2190). – Azerbaidzhan, N Vartashen, 900 m *Fagus-Quercus*-Wald, 2. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Chilisa, 7 km N Kelbadjar, 1450–1500 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 3 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nadirkhanly, 12 km NE Kelbadjar, 1200 m, *Fraxinus-Juglans*-Bestand, 1. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov; 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Drmbon, 30 km WSW Mardakert, 800–850 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald,

1.–2. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Turshsu, 15 km S Shusha, 1700 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 3. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 13 Expl. (ZMM)/10 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., Chaykend, 1000 m, 20. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 7 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Dashalty bei Shusha, 1100–1300 m, *Quercus-Carpinus*-Wald, 1. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Karabakh, Askeran Distr., 6 km WNW Dashbulag, bei Badara, 850–900 m, *Quercus-Carpinus*-Wald, 2. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Zakatali Reservat, Kasatinskij Kordon, *Ulmus-Fraxinus-Crataegus*-Bestand, 1100–1200 m, 11. VI. 1986 leg. Mikhailov, 1 Expl. (ZMM). – Kabardino-Balkaria, Chegem Distr., 5 km S Hoch-Chegem, 2100–2200 m, Waldgrenze von *Betula-Rhododendron-Juniperus*, 13. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1882). – Georgien, 40 km W Mestia, oberhalb Kherkhvashi, 1900–2200 m, Waldgrenze von *Azalea-Picea-Abies* und auf subalpinen Matten, 21. IX. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Bolnisi Distr., Safarlo, SSW Patara Dmanisi, 1000–1050 m, *Quercus-Fagus-Acer*-Wald, 21. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 8 Expl. (ZMM). – N Osetia, Ardon Becken, Alagir Schlucht, gegenüber Zintsar, 1000 m, *Tragacanthus*-Streu, 7. IX.–15. X. 1985, 15. X.–9. XI. 1985 leg. Alexeev, 16 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, gegenüber Unal, 1200 m, 15. X.–9. XI. 1985 leg. Alexeev, 3 Expl. (ZMM). – N Osetia, Ardon Becken, Skalistiy Berge, Westseite Mt. Kariukhoh, 2000 m, *Betula raddei*-Wald, 21. VIII.–9.X. 1985, 9. X.–2.XI. 1985 leg. Alexeev, 7 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 2155). – N Osetia, Ardon Becken, Bokovoy Berge, Khasar Schlucht, Wiltsa, 7 km oberhalb Buron, 1500 m, 15. VIII.–4. XI. 1985 leg. Alexeev, 11 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 2158). – N Osetia, Nar, 28. X. 1985 leg. Alexeev, 3 Expl. (ZMM). – N Osetia, Tsey Berge, 3–4 km E Tsey, 2300 m, junger *Salix-Pinus*-Bestand nach Feuer, 15. VIII.–13. IX. 1985 leg. Alexeev, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 2151). – N Osetia, Ostseite Tsey Berge, 2750 m, subalpine Wiese (*Festuca* unter anderem), 8. VI.–20. VII. 1985 leg. Alexeev, 1 Expl. (ZMM). – N Osetia, Gipfelzone Tsey Berge, oberhalb Tsey, 3000 m, Moos-Flechten-Vegetation mit *Festuca*, 8. VI.–18. VII. 1985, 8.–28. IX. 1985 leg. Alexeev, 11 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 2156). – S Osetia Nieder-Roki, S Roksky Pass, 1500 m, *Fagus-Betula*-Wald, 17. X. 1987 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM).

Diese Art (Locus typicus: Elazig, Ostanatolien) zeichnet sich durch eine sehr schlanke Pedipalpen-Tibia aus und im Gegensatz zu *alticola* Beier 1973 steht das Tasthaar *ist* deutlich distal der Fingermitte. Die Finger sind ebenso lang wie bei *kobachidzei* Beier 1961, bei dieser Art ist jedoch die Tibia bedeutend plumper und die Chela-Hand medial viel rundlicher. Die erste Serie im neuen Material (SMNS 1628) stimmt völlig mit Iranisch-Azerbaidzhanischem Material überein (Abb. 29–30), welches ich 1983b fälschlich unter *alticola* publiziert habe (Kap. 2.5.). Das Einzeltier aus Armenien, Lermontovo (SMNS 1632) paßt nicht ganz hierher, die Pedipalpen-Tibia ist plumper und die Finger sind nicht ganz so lang (Abb. 31) – damit nähern sich die Proportionen denen von *validum* (L. Koch 1873).

2.7. *Neobisium crassifemoratum* Beier 1928 (Abb. 32)

Material: Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, bei der Höhle Fanagoriyskaya, *Fagus-Acer*-Wald, 19. V. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald, 15. V. 1985 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1595). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Pslukh, Mt. Kogat, 1000–1400 m, *Fagus-Abies*-Wald, 18.–20. V. 1985 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1650–1850 m, *Fagus-Abies*-Wald, 7 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1600). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Krasnaya Polyana, 600–750 m, *Quercus-Fagus-Castanea-Carpinus*-Wald, 8.–9. VIII. 1986 leg. Golovatch, 9 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1883). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Kisha NE Guzeripl, 950–1000 m, *Fagus-Abies*-Wald, 7. VII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Abago Pasture S Guzeripl, 1100 m, *Abies-Fagus*-Wald mit *Rhododendron*, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 23 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1350–1400 m, *Abies-Fagus*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 8 Expl. (SMNS 1604). – Gleicher Ort,

Abb. 32. Fundorte von *Neobisium crassifemoratum* im Kaukasus.

1700–1850 m, *Abies-Fagus-Acer-Betula*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 26 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, 8 km E Khosta, *Buxus-Fagus-Abies*-Wald, 16. V. 1985 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., 2–10 km S Ubinskaya, 300–450 m *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 3.–4. VII. 1986 leg. Golovatch, 9 Expl. (ZMM)/ 3 Expl. (SMNS 1878). – Krasnodar Prov., Sakhrai bei Novoprokhladnoye, S Maikop, 700 m, *Fagus-Alnus*-Wald, 7. VII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Kabardino-Balkaria, Baxan Tal, Bedyk zwischen Tyrnyauz und Zhankhoteko, 900 m *Corylus-Fagus-Carpinus*-Gebüsch, 20. VII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi, bei der Höhle Kellassuri, 11. IV. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, SE Ritsa See, Pass Anchkho, 2000 m, *Betula-Rhododendron*-Streu, 16. VIII. 1986 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi Distr., See Amtkel 16 km N Tsebelda, 550 m, *Alnus*-Wald, 19. VIII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi Distr., Tsebelda, 300 m, *Carpinus-Acer-Buxus*-Gebüsch, 19. VIII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1892). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi Distr., Bzyb Tal, Pskhu, 700–950 m, *Fagus-Quercus-Castanea*-Wald, 15.–16. VIII. 1986 leg. Golovatch, 18 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 1894).– Georgien, Borzhomi Distr., 8 km SE Akhaldaba, Nedzura Tal, 1000 m, *Picea-Carpinus-Fagus*-Wald, 12. V. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, Borzhomi Reservat, Banishkevi Tal, 800–900 m, *Picea-Fagus-Carpinus*-Wald, 12. + 16. V. 1983 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1611). – Georgien, Surami (= Rikoti) Pass, 1000 m, *Fagus-Alnus-Castanea-Rhododendron*-Wald, 14. IV. + 17. V. 1983 leg. Golovatch, 10 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1625). – Georgien, Vashlovan Reservat, 500–580 m, *Juniperus-Pistacia*-Gebüsch, 7.–9. V. 1983 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM). – Georgien, 15 km W Adigeni, 1500–1700 m, *Abies-Picea-Fagus-Acer*-Wald, 14.–15. V. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1629). – Georgien, Rike N Zugdidi, feuchtes *Alnus*-Gebüsch, 24. IX. 1986 leg. Golovatch, 11 Expl. (ZMM). – Georgien, Mestia, 1500 m *Betula-Rhododendron*-Bestand auf Moränen, 5. + 16. IX. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, 40 km W Mestia, Kherkhvashi E Nakra (= Naki), 1250–1700 m, *Quercus-Fagus-Carpinus-Picea-Abies*-Wald, 21. VIII.–21. IX. 1986 leg. Golovatch, 31 Expl. (ZMM). – Georgien, 40 km W Mestia, oberhalb Kherkhvashi, 1900–2200 m, Baumgrenze von *Azalea-Picea-Abies*-Wald und auf subalpinen Matten,21. IX. 1986 leg. Golovatch, 9 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1886). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m,

Buxus-Fagus-Picea-Taxus-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. Golovatch, 19Expl. (ZMM). – Georgien, Nenskra Schlucht, Lukhi N Khaishi, 800 m, 2. IX. 1986 leg. Ryvkin, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Surami Gebirge, Pass Djvari zwischen Gomi und Sachkhere, 850 m, *Alnus-Fagus-Rhododendron*-Bestand, 7. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 2204). – Georgien, Mukhura, 15 km E Tkibuli, 700–800 m, *Castanea-Fagus-Carpinus*-Wald, 7.–9. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 8 Expl. (IZB). – Georgien, Pass zwischen Tkibuli und Mukhura, 1050 m, *Buxus*-Bestand, 10. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM).

2.8. *Neobisium erythrodactylum* (L. Koch 1873)

Material: Armenien, Dilizhan Reservat, Agartsyn, 1250–1300 m, *Fagus*-Wald, 17. IV. 1983 leg. Golovatch, 10 Expl. (ZMM). – Armenien, Dilizhan Reservat, Akhnabat Tal bei Salakh, 1400–1500 m, *Fagus-Taxus-Carpinus*-Wald, 17. IV. 1983 leg. Golovatch, 41 Expl. (ZMM)/8 Expl. (SMNS 1627). – Armenien, Ararat Distr., Khosrov Reservat, 1450–1550 m, *Juniperus-Quercus*-Streu, 19.–20. IV. 1983 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Armenien, Megri Distr., 6 km N Shvanidzor, lichter *Quercus*-Wald, 24. IV. 1983 leg. Golovatch,1 Expl. (ZMM). – Armenien, Kafan Distr. Shikahoh Reservat, Shikahoh, 900–950 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 28. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Armenien, Gegasar, 5 km W Spitak, Pambak Schlucht, 1650–1700 m, *Salix*-Bestand und *Acer-Fraxinus*-Gebüsch am Fluß, 13. XI. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1631). – Armenien, Kirovakan, 1350 m, *Quercus*-Wald, 14. XI. 1985 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – Armenien, Lermontovo, 10 km E Kirovakan, 1500 m, *Fagus*-Wald mit einzelnen *Quercus-Acer*, 15. XI. 1985 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Armenien, Bazum Berge, Pushkin Paß, 1700 m, *Fagus-Pinus*-Wald, 22. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM). – Armenien, Stepanavan, 1600–1650 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 21.–22. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM). – Armenien, Kirovakan, 1600 m, *Quercus-Acer-Fagus*-Wald, 22.–23. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 25 Expl. (ZMM)/15 Expl. (IZB)/5 Expl. (SMNS 2191). – Armenien, Ekheknut, 20 km N Kirovakan, 1200–1250 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 23. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 29 Expl. (ZMM)/18 Expl. (IZB). – Armenien, Odzun, W Alaverdi, 1500–1550 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 23.–24. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 41 Expl. (ZMM)/10 Expl. (SMNS 2197). – Armenien, SW Shnokh, halbwegs zwischen Alaverdi und Bagratashen, 24. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 16 Expl. (ZMM)/12 Expl. (IZB). – Armenien, Berdavan, 10 km N Noemberian, 900–950 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 24.–25. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 7 Expl. (ZMM). – Armenien, Idjevan Distr., Tsakhavan, 850–900 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald, 25. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 8 Expl. (ZMM). – Armenien, W Shamshadyn, halbwegs zwischen Idjevan und Berd, 1500–1600 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 26.–27. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 35 Expl. (ZMM)/20 Expl. (IZB). – Armenien, Dilizhan Staatsreservat, Agartsyn, 1350–1400 m, *Fagus-Acer*-Wald, 28.–29. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 48 Expl. (ZMM)/24 Expl. (IZB)/12 Expl. (SMNS 2187). – Azerbaidzhan, Nabran, 30 km NW Khachmas, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 21.–22. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 21 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, SW Kuba, 750 m, *Fagus-Quercus-Carpinus*-Wald, 23. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM)/5 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, 12 km E Ismailly, Girdyman-Chay-Tal, 850–880 m, *Fagus-Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 1. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 5 km N Kutkashen, 1150–1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 2. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 7 Expl. (IZB)/3 Expl. (SMNS 2189). – Azerbaidzhan, NW Bash-Layski, 20 km NNW Sheki, 1250 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 3. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Perzivan, SE Zakatali, 600 m, *Quercus-Fagus*-Wald, 3 V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 8 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Chilisa, 7 km N Kelbadjar, 1450–1500 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 10 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, zwischen Kelbadjar und Istisu, 1550 m, *Quercus-Acer*-Busch, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nadirkhanly, 12 km NE Kelbadjar, 1200 m, *Fraxinus-Juglans*-Bestand, 1. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Drmbon, 30 km WSW Mardakert, 800–850 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 1.–2. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Turshu, 15 km S Shusha, 1700 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 3.VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Vilyash-Chay-Tal, 2000m,

Quercus-Carpinus-Fagus-Wald, 10. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 5 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2140). – Azerbaidzhan, Zakatali Distr., Gogyam, *Zea*-Feld, 15. IV. 1986 leg. Kulagina, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Gey-Giol Reservat, 50 km S Kirovakan, 1500–1900 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*-Wald, 3.–4. V. 1983 leg. Golovatch, 18 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 1635). – Azerbaidzhan, Zakatali Reservat, am Katekhchay Fluß, 1000 m, *Fagus*-Bestand, 10. VI. 1986 leg. Mikhailov, 3 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, SE-Hang vom Berg Ruchigel, 2000–2200 m, Waldgrenze, 13.–14. VI. 1986 leg. Mikhailov, 2 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, Kasatinskij Kordon, 1100–1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 15. VI. 1986 leg. Mikhailov, 3 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1869). – N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Tsey, 1700–1800 m, *Pinus-Fagus*-Wald, 17. VIII.–1. IX. 1983 + 13.–25. VIII. 1984 leg. Gvozdeva, 59 Expl. (ZMM)/10 Expl. (SMNS 1591). – Gleicher Ort, unter Farn, 21. XI. 1976 leg. Rybin, 8 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, in Moos, 26. V. 1976 leg. Rybin, 3 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, unter *Vaccinium myrtyllum*, 26. V. 1976 leg. Rybin, 2 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, in *Microtus*-Nest, 11. VI. 1976 leg. Rybin, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1800 m, *Fagus*-Wald, 10. VIII. 1984 leg. Gvozdeva, 1 Expl. (ZMM). – N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Alagir, 650 m, *Fagus*-Wald, 13. V. 1981 leg. Matveeva, 3 Expl. (ZMM). – N Osetia, S Alagir, 700 m, *Acer-Fagus*-Wald, 17. X. 1987 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – N Osetia, Kabardino Sunzhenskiy Berge, zwischen Kardzhin und Elkhotovo, 570 m, *Fagus*, 13. VI.–4. VII. 1985, 24. VIII.–3. X. 1985 leg. Alexeev, 6 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 600 m, *Quercus*, 13. VI.–4. VII. 1985, 24. VIII.–3. X. 1985 leg. Alexeev, 5 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, Zeka-Gipfel, 630 m, Steppe, 30. VII.–24. VIII. 1985 leg. Alexeev, 1 Expl. (ZMM). – N Osetia, Tseysky Berge, 3–5 km E Tsey, 1400–2550 m, verschiedene Vegetationsstufen, VI.–X. 1985 leg. Alexeev, 33 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 2150, 2153). – Gleicher Ort, oberhalb Tsey, 3000 m, Moos-Flechten-Vegetation mit *Festuca*, 8. IX.–25. X.1985 leg. Alexeev, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 2154). – N Osetia, Ardon Becken, Bokovoy Berge, Khasar Schlucht, Wiltsa, 7 km oberhalb Buron, 1500 m, *Acer-Fraxinus-Ulmus-Quercus*-Wald, 15. VIII.–4. XI. 1985 leg. Alexeev, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 2159). – N Osetia, Ardon Becken, Skalistiy Berge, Westseite Mt. Kariukhokh, 2000–2500 m, verschiedene Vegetationsstufen, 2. VI.–9. X. 1985 leg. Alexeev, 8 Expl. (ZMM). – N Osetia, Fiagdon Becken, Ostteil Kartsagon Schlucht, Kartinsky Berge, 900 m, 26. V.–7. VII. 1985, 16. VIII.–6. X. 1985 leg. Alexeev, 4 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Mostovskoy Distr., Shedok N Psebai, 650 m, feuchter *Fagus-Acer-Quercus*-Wald, 4. VIII. 1986 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, Dagomys, 250 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Gebüsch, 18. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, Difanovka, *Quercus-Carpinus*-Wald, 8. V. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, bei der Höhle Fanagoriyskaya, *Fagus-Acer*-Wald, 14. V. 1983 leg. Golovatch, 4 Expl. (SMNS 1594). – Krasnodar. Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald mit einzelnen *Fagus*. 15. V. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, 8 km E Khosta, *Buxus-Fagus-Acer*-Wald, 16. V. 1985 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Pslukh, Mt. Kogot, 1650–1850 m, *Fagus-Abies*-Wald, 18.–20. V. 1985 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Abago Pasture S Guzeripl, 1100 m, *Abies-Fagus-Rhododendron*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1350–1400 m, *Abies-Fagus*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1603). – Gleicher Ort, 1700–1850 m, *Abies-Fagus-Acer-Betula*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 11 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., Mt. Derbiy, 15 km SW Ubinskaya, 800–850 m, alter *Quercus-Fagus-Fraxinus-Alnus*-Wald, 2. VII. 1986 leg. Golovatch, 21 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., 2–10 km S Ubinskaya, 300–450 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 300–450 m, 3.–4. VII. 1986 leg. Golovatch, 18 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 1877). – Krasnodar Prov., zwischen Kamennomostskiy und Dakhovskaya, S Maikop, 500 m, *Fagus-Quercus*-Wald, 7. VII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., W Maikop, 300 m *Fagus-Quercus*-Wald, 8. VII. 1986 leg. Golovatch, 37 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1890). – Kabardino-Balkaria, Chegem Distr., 5 km S Hoch-Chegem, 1700 m, *Betula-Pinus-Juniperus*-Wald, 12. VII. 1986 leg. Golovatch, 28 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1872). – Kabardino-Balkaria, Unter-Chegem, 800 m, *Fagus*-Wald, 14. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Kabardino-Balkaria, Baxan Tal, zwischen Elbrus und Tyrnyauz, 1500–1550 m, *Betula-Pinus-Juniperus*-Wald, 19. VII. 1986 leg. Golovatch, 25 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1871). – Checheno-Ingushetia, Oberlauf des Argun, Kochy-Gletscher, subalpine Zone, 22. IX. 1985 leg. Alexeev, 2 Expl. (ZMM). – Checheno-Ingushetia, Assa Tal, 9 km

SSW Muzhichi, 800 m, *Fagus-Alnus-Carpinus*-Wald, 15. VII. 1986 leg. Golovatch, 85 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1898). – Checheno-Ingushetia, Kharachoy SE Vedeno, 950 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 17. VII. 1986 leg. Golovatch, 20 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1880). – Checheno-Ingushetia, Argun-Tal, 5 km N Sovetskoye, 750 m, *Corylus-Fagus-Carpinus*-Wald, 18. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Dombai, 1700–1800 m, *Abies-Fagus-Picea-Betula-Acer*-Wald, 31. V. 1985 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1607). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Kizgich Schlucht N Arkhyz, 1450–1500 m, feuchter *Alnus-Betula*-Wald, 5. VI. 1985 leg. Golovatch, 24 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1609). – Gleicher Ort, 1550–1650 m, *Abies-Picea-Pinus-Fagus-Betula-Acer*-Wald, 5. VI. 1985 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, Teberda Flußdelta, 1300 m, *Alnus*-Bestand, 30. VI. 1986 leg. Mikhailov, 2 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Georgievsk, *Quercus-Acer-Fagus*-Wald, 7. VI. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Gumista Staatsreservat, 6. VI. 1982 leg. Boháč, 11 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Gudauta Distr., 1–3 km N Duripsh, 300–400 m, *Buxus-Fagus*-Streu, 9. IX. 1985 leg. Ushakov, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Myussera Reservat, 20–130 m, Laubmischwald, 8.–10. IV. 1983 leg. Golovatch, 27 Expl. (ZMM)/10 Expl. (SMNS 1617). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi Distr., Tsebelda, 300 m, *Carpinus-Acer-Buxus*-Gebüsch, 19. VIII. 1986 leg. Golovatch, 19 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1891). – Georgien, Adzharia, Batumi, Mt. Feria, 9. II. 1982 leg. Logunov, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Lagodekhi Reservat, 1950 m, 30. VII. 1982 leg. Marousik, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, S Bakuriani, 1750 m, *Pinus-Fagus*-Wald, 13. V. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, S Bakuriani, Tskhra-Tskaro Pass, 2100 m, lichter *Betula*-Wald an der Waldgrenze, 13. V. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – Georgien, 15 km W Adigeni, 1500–1700 m, *Abies-Fagus-Acer*-Wald, 14.–15. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Vashlovan Reservat, 500–580 m, lichter *Juniperus-Pistacia*-Wald, 7.–9. V. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – Georgien, Khumprer Schlucht, 2 km oberhalb Delta bei Dizi, 1000 m, 9. IX. 1986 leg. Ryvkin, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Mestia Distr., Khaishura Schlucht bei Khaishi, 2 km oberhalb Delta, 600 m *Quercus-Fagus*-Wald, 5. IX. 1986 leg. Ryvkin, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, N Kvareli, 700–750 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*-Wald, 4. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 17 Expl. (ZMM)/8 Expl. (SMNS 2195). – Georgien, Babaneuri Staatsreservat, 16 km ENE Akhmeta, 500 m, *Fagus-Quercus-Carpinus*-Wald, 4.–5. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (ZMM). – Georgien, Batsaro Staatsreservat, 20 km N Akhmeta, 800–850 m, *Fagus-Castanea*-Wald, 5.–6. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 25 Expl. (ZMM). – Georgien, Magalakhari Pass, zwischen Akhmeta und Tianeti, 1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, Kartli Berge, Sabaduri Pass, 40 km NNE Tbilisi, 1400 m, *Fagus*-Wald, 6. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 25 Expl. (ZMM)/15 Expl (IZB). – Georgien, Surami Berge, Djvari Pass, zwischen Gomi und Sachkhere, 650 m, *Alnus-Fagus-Rhododendron*-Wald, 7. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 8 Expl. (SMNS 2203). – Georgien, Pass zwischen Tkibuli und Mukhura, 1050 m, *Buxus*-Bestand, 10. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Mariamdjvari Staatsreservat, ENE Sagaredjo, 1150–1250 m, *Fagus-Carpinus-Acer-Pinus*-Wald, 13.–14. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 58 Expl. (ZMM)/40 Expl. (IZB). – Georgien, Tbilisi, Tskhneti, 1150–1300 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 16. + 18. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (ZMM)/5 Expl. (IZB). – Georgien, Algeti Staatsreservat, W Manglisi, 1400–1450 m, *Fagus-Picea-Acer*-Wald, 16.–18. V 1987 leg. Golovatch & Eskov, 56 Expl. (ZMM)/26 Expl. (IZB)/10 Expl. (SMNS 2202). – Georgien, Saguramo Staatsreservat, NE Mtskheta, Zedazeni, 1100–1200 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 20. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 93 Expl. (ZMM)/30 Expl. (IZB)/10 Expl. (SMNS 2205). – Georgien, Bolnisi Distr., Safarlo, SSW Patara Dmanisi, 1000–1050 m, *Quercus-Fagus-Acer*-Wald, 21. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 13 Expl. (ZMM). – Dagestan, Samur-Tal, Garakh, 35 km SW Magaramkent, 700–800 m, *Crataegus-Quercus-Acer-Rosa*-Busch, 23. X. 1987 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Dagestan, Chiragchay-Tal, Sardarkent zwischen Kasumkent und Khiv, 650 m, *Crataegus-Rosa-Carpinus-Juglans*-Busch, 24. X. 1987 leg. Golovatch, 13 Expl. (ZMM). – Dagestan, Chiragchay-Tal, Khiv, 900–950 m, *Carpinus-Fagus-Corylus-Rhododendron*-Wald, 24. X. 1987 leg. Golovatch, 10 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 2221).

Material (unsicher bestimmte Jungtiere): Azerbaidzhan, Zakatali Distr., Matsekh, 800 m, unter *Castanea*-Rinde, 26. V. 1987 leg. Aliev & Drapolyuk, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Shusha, Karkar-Chay-Tal, 4. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 4 Expl.

(IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Azfilial, 3. X. 1984 leg. Drapolyuk & Aliev, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Hyrcan Staatsreservat, *Parrotia-Quercus*-Streu, 7. II. + 20. VI. 1970 leg. Rasulova, 2 Expl. (IZB).

2.9. *Neobisium fuscimanum* (C. L. Koch 1834) (Abb. 33)

Material: Georgien, Surami (= Rikoti) Pass, 1000 m *Fagus-Alnus-Castanea-Rhododendron*-Wald, 14. IV. + 17. V. 1983 leg. Golovatch, 9 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1626). – Georgien, Borzhomi Distr., 8 km SE Akhaldaba, Nedzura Tal, 1000 m, *Picea-Carpinus-Fagus*-Wald, 12. V. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Borzhomi Reservat, Baniskhevi Tal, 800–900 m, *Picea-Fagus-Carpinus*-Wald, 12. + 16. V. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1613). – Georgien, S Bakuriani, 1750 m, *Pinus-Fagus*-Wald, 13. V. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, S Bakuriani, Tskhra-Tskaro Pass, 2100 m, lichter *Betula*-Wald an der Waldgrenze, 13. V. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, 15 km W Adigeni, 1500–1700 m, *Abies-Picea-Fagus-Acer*-Wald, 14./15. V. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1630). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m, *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM).

2.10. *Neobisium golovatchi* Schawaller 1983 (Abb. 33)

Material: Krasnodar Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus-Fagus*-Wald, 15. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, 8 km E Khosta, *Buxus-Fagus-Acer*-Wald, 16. V. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1601). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Abago Pasture S Guzeripl, 1100 m, *Abies-Fagus*-Wald mit *Rhododendron*, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1350–1400 m, *Abies-Fagus*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1605).

Die neuen Funde dieser Art mit auffällig tuberkulierten Pedipalpen zeigen, daß der Originalbeschreibung kein teratologisches Einzelstück vorlag. Die letzte Serie im neuen Material besitzt zwischen den Pedipalpen-Tuberkeln zusätzlich eine feine Gra-

Abb. 33. Fundorte von *Neobisium*-Arten im Kaukasus.

nulierung, die Pedipalpen-Tibia ist jedoch ebenso gestreckt wie beim Holotypus (Tibia bei *granulatum* Beier 1937 viel plumper). Die Tiere von Sochi besitzen eine etwas schwächere Tuberkulierung, die Proportionen ähneln etwas denen von *kobachidzei* Beier 1961 (mit ganz glatten Pedipalpen).

2.11. *Neobisium granulatum* Beier 1937 (Abb. 33)

Material: Krasnodar Prov., Severskaya Distr., Mt. Derbiy, 15 km SW Ubinskaya, 800–850 m, alter *Quercus-Fagus-Fraxinus-Alnus*-Wald, 2. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Gey-Giol Reservat, 50 km S Kirovabad, 1500–1900 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*-Wald, 3.–4. V. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1636). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., am Gey-Giol-See, 1600 m, *Carpinus-Fagus-Tilia-Ulmus*-Bestand, 22. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 6 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2139). – Georgien, Algeti Staatsreservat, W Manglisi, 1400–1450 m, *Fagus-Picea-Acer*-Wald, 18. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 6 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 2201).

Ćurčić (1984) meldet einen weiteren Fund aus dem Kaukasus: Maikop Bezirk, Chamyschki.

2.12. *Neobisium kobachidzei* Beier 1961

Material: Azerbaidzhan, Talysh, Yardymly Distr., Allar, 1700–1800 m, lichter *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 9. X. 1983. leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1637). – Azerbaidzhan, 10 km SE Lerik, Farm Azerbaidzhan, 550 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald am Fluß, 12. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Hyrcan Reservat, Alexeevka, 50 m, *Quercus-Parrotia-Carpinus*-Streu, 13. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., 12 km SW Goriachy Klyuch, Kaverze Tal, 7. IV. 1983 leg. Janushev, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, bei der Höhle Fanagoriyskaya, *Fagus-Acer*-Wald, 19. V. 1983 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald mit einzelnen *Fagus*, 15. V. 1985 leg. Golovatch, 3 Expl. (SMNS 1596). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Pslukh, Mt. Kogot, 1000–1400 m, *Abies-Fagus*-Wald, 18.–20. V. 1985 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1598). – Gleicher Ort, 1000 m, *Fagus-Quercus-Abies-Picea*-Wald, 11.–12. VIII. 1986 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1881). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Krasnaya Polyana, 600–750 m, *Quercus-Fagus-Castanea-Carpinus*-Wald, 8.–9. VIII. 1986 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., 2–10 km S Ubinskaya, 300–450 m, 3.–4. VII. 1986 leg Golovatch, 8 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1876). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., Mt. Derbiy, 15 km SW Ubinskaya, 800–850 m, alter *Quercus-Fagus-Fraxinus-Alnus*-Wald, 2. VII. 1986 leg Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Kizgich Schlucht N Arkhyz, 1550–1650 m, *Abies-Picea-Pinus-Fagus-Betula-Acer*-Wald, 5. VI. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Unter-Teberda, S Karachaevsk, 1000 m, *Quercus-Fagus*-Wald, 8 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1875). – Stavropol Prov., 30 km S Kurdjinovo, 4 km N Damkhurts, 1050–1100 m, *Fagus-Acer-Picea*-Wald, 4. VIII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Gumista Staatsreservat, 6. VI. 1982 leg. Boháč, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Myussera Reservat, 20–130 m, Laubmischwald, 8.–10. IV. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, Surami (= Rikoti) Pass, 1000 m, *Fagus-Alnus-Castanea-Rhododendron*-Wald, 14. IV. + 17. V. 1983 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM). – Georgien, Lagodekhi Reservat, 600–700 m, *Fagus-Fraxinus-Acer*-Wald, 5.–6. V. 1983 leg. Golovatch, 30 Expl. (ZMM)/7 Expl. (SMNS 1610). – Georgien, Borzhomi Distr., 8 km SE Akhaldaba, Nedzura Tal, 1000 m, *Picea-Carpinus-Fagus*-Wald, 12. V. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, Borzhomi Reservat, Baniskhevi Tal, 800–900 m, *Picea-Fagus-Carpinus*-Wald, 12. + 16. V. 1983 leg. Golovatch, 11 Expl. (ZMM). – Georgien, Mestia, 1500 m, *Betula-Rhododendron*-Bestand auf Moränen, 5. + 16. IX. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Kutaissi Distr., Sataplia Staatsreservat, 27. I. 1987 leg. Makarova, 1 Expl. (ZMM).

2.13. *Neobisium labinskyi* Beier 1937 (Abb. 34)

Material: Azerbaidzhan, Gey-Giol Reservat, 50 km S Kirovakan, 1500–1900 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*-Wald, 3.–4. V. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1634). – Azerbaidzhan, 10 km SE Lerik, Farm Azerbaidzhan, 550 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald am Fluß, 12. X. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1638). – Azerbaidzhan, Astara Distr., Istisu, 8 km WSW Astara, 10–30 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald, 18. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Istisu, 8 km SW Masally, 80–140 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald, 19.–20. X. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1639). – N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Alagir, 650 m, *Fagus*-Wald, 4. IX. 1983 leg. Gvozdeva, 1 Expl. (ZMM). – N Osetia, Kabardino Sunzhenskiy Berge, zwischen Kardzhin und Elkhotovo, 570 m, *Fagus*-Wald, verschiedene Zeiten leg. Alexeev, 43 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 2157). – N Osetia, Tsey Berge, 5 km E Tsey, 1400 m, *Quercus*-Wald, verschiedene Zeiten leg. Alexeev, 12 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 2152). – N Osetia, Fiagdon Becken, Ostteil der Kartsagom Schlucht, Kartsinsky Berge, 900 m, verschiedene Zeiten leg. Alexeev, 13 Expl. (ZMM). – Checheno-Ingushetia, Argun Tal, 5 km N Sovetskoye, 750 m, *Corylus-Fagus-Carpinus*-Wald, 18. VII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Checheno-Ingushetia, Assa Tal, 9 km SSW Muzhichi, 800 m, *Fagus-Alnus-Carpinus*-Wald, 15. VII. 1986 leg. Golovatch, 14 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1897). – Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, bei der Höhle Fanagoriyskaya, *Fagus-Acer*-Wald, 19. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald mit einzelnen *Fagus*, 15. V. 1985 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1597). – Krasnodar Prov., Mostovskoy Distr., Shedok N Psebai, 650 m, *Fagus-Acer-Quercus*-Wald, 4. VIII. 1986 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr. Mt. Derbiy, 15 km SW Ubinskaya, 800–850 m, alter *Quercus-Fagus-Fraxinus-Alnus*-Wald, 2. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., 2–10 km S Ubinskaya, 300–450 m, 3.–4. VII. 1986 leg Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Kisha NE Guzeripl, 950–1000 m, *Fagus-Abies*-Wald, 7. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Krasnaya Polyana, 600–750 m, *Fagus-Quercus-Castanea-Carpinus*-Wald, 8.–9. VIII. 1986 leg. Golovatch, 12 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Pslukh, 1000 m, *Fagus-Quercus-Abies-Picea*-Wald, 11.–12. VIII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Mt. Aishkho-2, 1900–2000 m, lichter *Acer-Betula-Azalea*-Bestand und subalpine Matten, 12. VIII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (IZB) – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Mt. Malaya Khatipara oberhalb Teberda, 1550–1700 m, *Abies-Acer-Fagus*-Wald, 29.–30. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Dombai, 1700–1800 m, *Abies-Fagus-Picea-Betula-Acer*-Wald, 31. V. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1606). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Gonachkhir Schlucht zwischen Teberda und Dombai, Straße zum Klukhor Pass, 1700–1900 m, *Abies-Fagus-Acer*-Wald, 1. VI. 1985 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Mt. Malaya Khatipara bei Teberda, 1350 m, 4. VI. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1608). – Stavropol Prov., Teberda Staatsreservat, Kizgich Schlucht N Arkhyz, 1550–1650 m, *Abies-Picea-Pinus-Fagus-Betula-Acer*-Wald, 5. VI. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, Teberda Delta, *Alnus*-Bestand, 26. VI. 1986 leg. Mikhailov, 2 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Mt. Razvalka bei Zheleznovodsk, *Quercus-Fraxinus-Fagus*-Wald, 8. VI. 1985 lg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Unter-Teberda, S Karachaevsk, 1000 m, *Quercus-Fagus*-Wald, 3. VIII. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Urup Distr., 3 km E Pregradnaya, 800 m, *Quercus-Fagus-Alnus-Corylus*-Wald, 3. VIII. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., 30 km S Kurdjinovo, 4 km N Damkhurts, Laba Tal, 1100 m, *Fagus-Acer-Picea*-Wald, 4. VIII. 1986 leg Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Gumista Staatsreservat, 6. VI. 1982 leg. Boháč, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Ritsa See, 3–4 km von Avadkhara, 11. IX. 1985 leg. Ushakov, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Ritsa See, 950–1100 m, *Fagus-Abies-Picea-Acer*-Wald, 13.–14. VIII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi Distr., Bzyb Tal, Pskhu, 700–950 m, *Fagus-Quercus-Castanea*-Wald, 15.–16. VIII. 1986 leg. Golovatch, 17 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Myussera Reservat, 20–130 m, Laubmischwald, 8.–10. IV. 1983 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Koderi Mt., SSE Khodjali, Bokhundjara, 28. VI. 1986 leg. Ushakov, 1 Expl. (ZMM). – Georgien,

Abb. 34. Fundorte von *Neobisium*-Arten im Kaukasus.

Abkhazia, Sukhumi Distr., Amtkel See, 16 km N Tsebelda, 550 m, *Alnus*-Wald, 19. VIII. 1986 leg. Golovatch, 18 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 1873). – Georgien, Borzhomi Reservat, Baniskhevi Tal, 800–900 m, *Picea-Fagus-Carpinus*-Wald, 12. + 16. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1612). – Georgien, Nenskra Schlucht, Lukhi N Khaishi, 800 m, 2. IX. 1986 leg. Ryvkin, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, 40 km W Mestia, Kherkhvashi, E Nakra (= Naki), 1250–1700 m, *Quercus-Fagus-Carpinus-Picea-Abies*-Wald, 21. VIII.–21. IX. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, 40 km W Mestia, oberhalb Kherkhvashi, 1900–2200 m, Baumgrenze (*Azalea-Picea-Abies*) und auf subalpinen Matten, 21. IX. 1986 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1887). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m, *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, Mukhura, E Tkibuli, 700 m, 9. V. 1987 leg. Aliev, 1 Expl. (IZB). – Georgien, Batsaro Staatsreservat, 20 km N Akhmeta, 800–850 m, *Fagus-Castanea*-Wald, 5.–6. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 2206). – Georgien, Surami Berge, Pass Djvari zwischen Gomi und Sachkhere, 850 m, *Alnus-Fagus-Rhododendron*-Wald, 7. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Mukhura, 15 km E Tkibuli, 700–800 m, *Castanea-Fagus-Carpinus*-Wald, 7.–9. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (IZB). – Georgien, Mariamdjvari Staatsreservat, ENE Sagaredje, 1150–1250 m, *Fagus-Carpinus-Acer-Pinus*-Bestand, 13.–14. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, Saguramo Staatsreservat, NE Mtskheta, Zedazeni, 1100–1200 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 20. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 3 Expl. (ZMM). – Georgien, Sataplia Staatsreservat, 27. I. + 2. II. 1987 leg. Makarova, 6 Expl. (ZMM).

2.14. *Neobisium macrodactylum* (Daday 1887) (Abb. 34–37)

Material: Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Bilyasar, 700 m, *Fagus-Alnus-Quercus*-Streu, 24. V. 1985 leg. Aliev, 1 Expl. (IZB).

Erstaunlicherweise liegt von dieser großen und leicht kenntlichen Art bislang erst 1 Exemplar in den neueren Aufsammlungen vor – ganz im Gegensatz zu den anderen *Neobisium*-Arten. Trichobothrium *ist* liegt sehr weit distal, der Abstand zwischen *ist*

und *ib* ist mehr als doppelt so groß wie der Abstand zwischen *ist* und der Fingerspitze (Abb. 35–36). Schon aus Azerbaidzhan bekannt (bei Khanlar, früher Helenendorf) (nach Redikorzev 1930).

2.15. *Neobisium sylvaticum* (C. L. Koch 1835) (Abb. 38)

Material: Krasnodar Prov., Krasnaya Polyana, 17. V. 1985 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, Dagomys, 250 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Gebüsch, 18. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1593). – Georgien, Abkhazia, Ritsa See, 16. IX. 1985 leg. Ushakov, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Vashlovan Reservat, 9. V. 1983 leg. Januschev, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, S Bakuriani, 1750 m, *Pinus-Fagus*-Wald, 13. V. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1615). – Georgien, 15 km W Adigeni, 1500–1700 m,

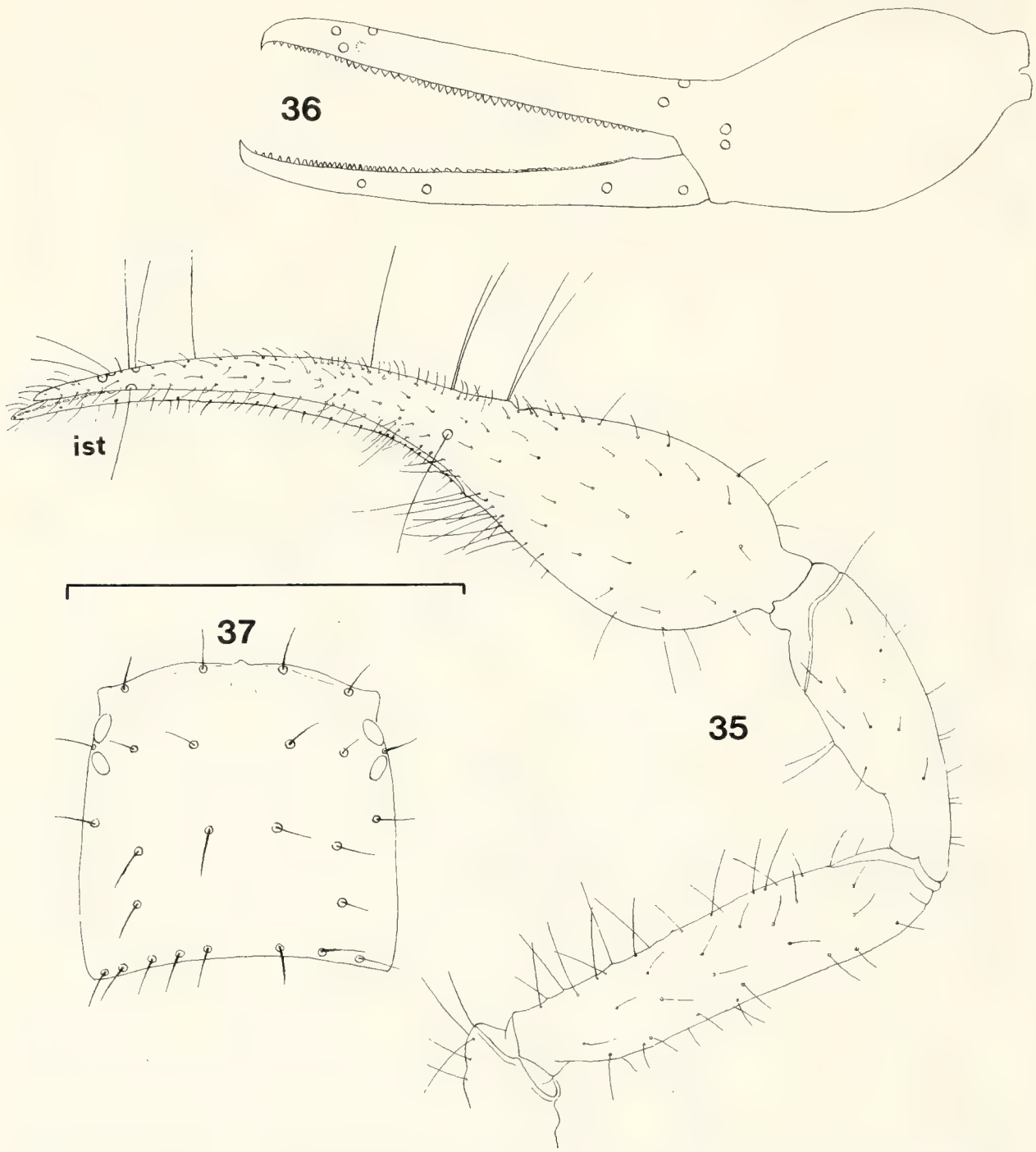


Abb. 35–37. *Neobisium macrodactylum* von Bilyasar, IZB. – 35. Pedipalpus, – 36. Chela von lateral mit Trichobothriotaxie und Bezahnung, – 37. Carapax mit Chaetotaxie. – Maßstrich: 1 mm.

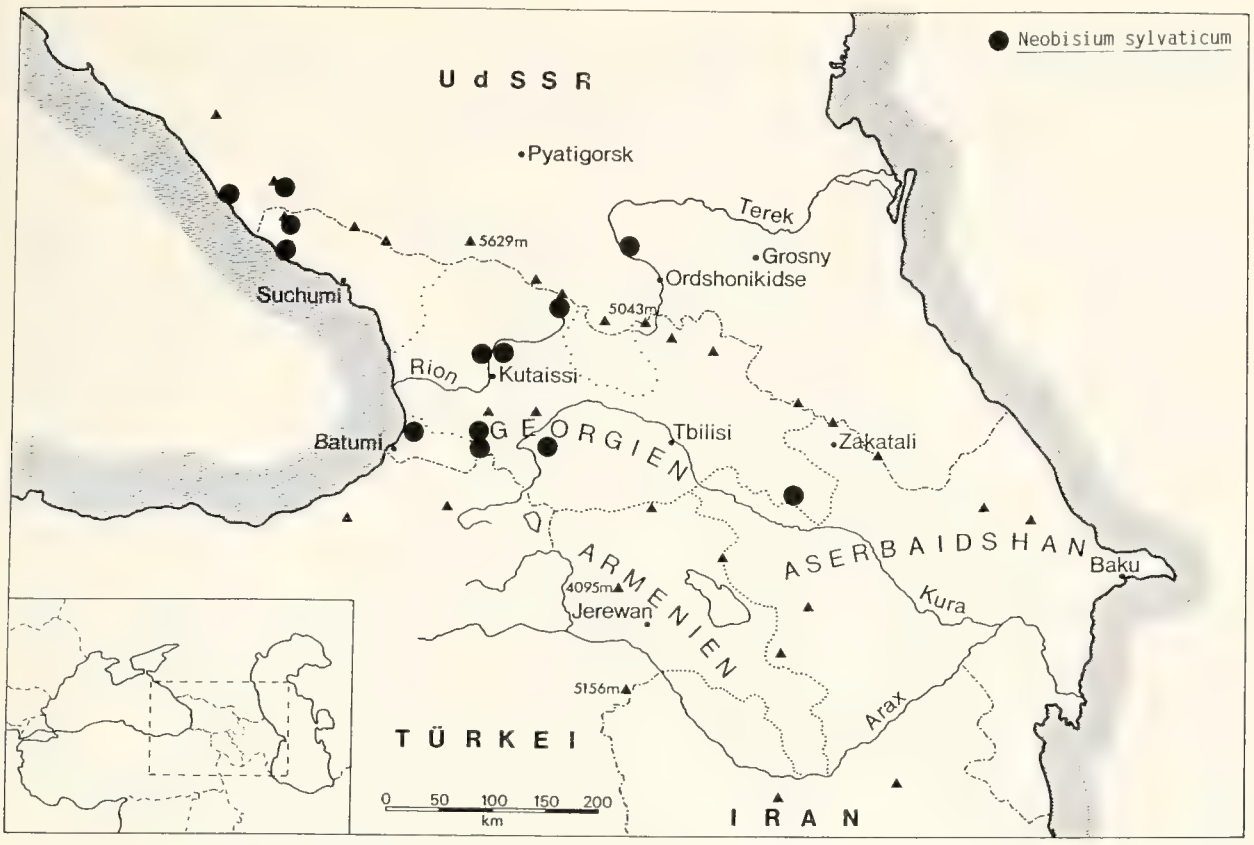


Abb. 38. Fundorte von *Neobisium sylvaticum* im Kaukasus.

Abies-Picea-Fagus-Acer-Wald, 14.–15. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – N Osetia, Kabardino Sunzhenskiy Berge, 4 km NW Kardzhin, 500 m, *Quercus*-Wald, 13. VI.–4. VII. 1985, 24. VIII.–3. X. 1985, 3.–16. XI. 1985 leg. Alexeev, 9 Expl. (ZMM). – N Osetia, Kabardino Sunzhenskiy Berge, zwischen Kardzhin und Elkhtovo, 600 m, *Quercus*-Wald, 13. VI.–4. VII. 1985, 3.–16. XI. 1985 leg. Alexeev, 6 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 570 m, *Fagus*-Wald, 3.–16. XI. 1987 leg. Alexeev, 3 Expl. (ZMM).

2.16. *Neobisium validum* (L. Koch 1873)

Material: N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Tsey, 1700–1800 m, *Pinus-Fagus*-Wald, 10.–23. VIII. 1983 leg. Gvozdeva, 8 Expl. (ZMM). – N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Alagir, 650 m, *Fagus*-Wald, 18. VIII. 1984 leg. Gvozdeva, 1 Expl. (ZMM). – S Osetia, Nieder-Roki, S Roksky Pass, 1500 m, *Fagus-Betula*-Wald, 17. X. 1987 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Urup Distr., 3 km E Pregradnaya, 800 m, *Quercus-Fagus-Alnus-Corylus*-Wald, 3. VIII. 1986 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Mostovskoy Distr., Shedok N Psebei, 650 m, *Fagus-Acer-Quercus*-Wald, 4. VIII. 1986 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Pslukh, Mt. Kogot, 1000–1400 m, *Fagus-Abies*-Wald, 18.–20. V. 1985 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1650–1850 m, *Fagus-Abies*-Wald, 18.–20. V. 1985 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1599). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Abago S Guzeripl, 1100 m, *Abies-Fagus*-Wald mit *Rhododendron*, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1350–1400 m, *Abies-Fagus*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1602). – Gleicher Ort, 1700–1850 m, *Abies-Fagus-Acer-Betula*-Wald, 24.–26. V. 1985 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, 20 km E Krasnaya Polyana, Pslukh, 1000 m, *Fagus-Quercus-Abies-Picea*-Wald, 11.–12. VIII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, Mt. Aishkho-2, Südhang, 1600 m, *Abies-Picea-Fagus-Betula*-Wald, 12. VIII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1900–2000 m, lichter *Acer-Betula-Azalea*-Bestand und auf subalpinen Matten, 12. VIII. 1986 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1885). – Azerbaidzhan, Shemakha Distr., Pirkuli, 1200–1250 m, *Quercus-Acer-Taxus*-Wald,

30. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 15 Expl. (ZMM)/15 Expl. (IZB)/5 Expl. (SMNS 2200). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Avash, Fluß Vilyash-Chay, 1500 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 5.–11. VIII. 1985 leg. Dashdamirov, 15 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Massaly Distr., Istisu, 2. VI. 1984 leg. Aliev, 2 Expl. (IZB). – Georgien, Abkhazia, Ritsa See, 16. IX. 1985 leg. Ushakov, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 950–1100 m, *Fagus-Abies-Picea-Acer*-Wald, 13.–14. VIII. 1986 leg. Golovatch, 42 Expl. (ZMM)/13 Expl. (SMNS 1893). – Georgien, Abkhazia, Gudauta Distr., 3 km N Duripsh, 400–500 m, 9. IX. 1985 leg. Ushakov, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 300–400 m, *Buxus-Fagus*-Streu, 9. IX. 1985 leg. Ushakov, 1 Expl. (SMNS 1592). – Georgien, Abkhazia, Myussera Reservat, 20–130 m, Laubmischwald, 8.–10. IV. 1983 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM)/ 3 Expl. (SMNS 1616). – Georgien, Abkhazia, Pass Anchkho, SE Ritsa See, 2000 m, *Betula-Rhododendron*-Streu, 16. VIII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Borzhomi Reservat, Baniskhevi Tal, 800–900 m, *Picea-Fagus-Carpinus*-Wald, 12. + 16. V. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (SMNS 1614). – Georgien, S Bakuriani, 1750 m, *Pinus-Fagus*-Wald, 13. V. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Surami (= Rikoti) Pass, 1000 m, *Fagus-Alnus-Castanea-Rhododendron*-Wald, 14. IV. + 17. V. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM). – Georgien, Abkhazia, Sukhumi Distr., Bzyb Tal, Pskhu, 700–950 m, *Fagus-Quercus-Castanea*-Wald, 15.–16. VIII. 1986 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Mestia, 1500 m, *Betula-Rhododendron*-Bestand auf Moräne, 5. + 16. IX. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1870). – Georgien, 40 km W Mestia, Kherkhvashi, E Nakra (= Naki), 1250–1700 m, *Quercus-Fagus-Carpinus-Picea-Abies*-Wald, 21. VIII.–21. IX. 1986 leg. Golovatch, 21 Expl. (ZMM). – Georgien, 40 km W Mestia, oberhalb Kherkhvashi, 1900–2200 m, Waldgrenze von *Picea-Abies-Azalea* und auf subalpinen Matten, 21. IX. 1986 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1888). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m, *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, zwischen Tkibuli und Mukhura, 1050 m, *Buxus*-Bestand, 10. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 4 Expl. (IZB).

Im neuen Material befinden sich auch zwei Tiere aus dem Baniskhevi Tal, locus typicus von *baniskhevi* Kobakhidze 1960. Diese Tiere zeigen keine spezifischen Unterschiede zu den anderen Serien, was für die bereits früher erfolgte Synonymisierung von *baniskhevi* mit *validum* (Schawaller 1983 a) spricht.

2.17. *Neobisium (Blothrus) verae* (Lapschoff 1940)

Material: Georgien, Kutaissi Distr., Sataplia-Reservat, Höhle Sataplia-1, 29. I. 1987 leg. Makarova, 2 Expl. (ZMM).

Aus der gleichen Höhle schon bekannt (Schawaller 1983). Diese Tiere weichen in keinem Merkmal von den bereits behandelten ab.

2.18. *Neobisium* spec. juv.

Material: Armenien, Erevan, Botanischer Garten, 28. VII. 1984 leg. Akimovskaya, 1 Expl. (ZMM). – Checheno-Ingushetia, Kharachoy, SE Vedeno, 950 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 17. VII. 1986 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Tkibani bei Tsnori, *Alnus*-Gebüsch, 7. V. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM). – Georgien, W Dizi, 50 km W Mestia, Wasserfälle, 19. IX. 1986 leg. Ryvkin, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 15 km WSW Mardekert, 1100 m, *Quercus-Fagus-Acer*-Wald, 2. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Yarymdja, SE Altyagach, 1320–1350 m, *Fagus-Quercus-Carpinus*-Wald, 24.–25. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM).

2.19. *Neobisium* spec. dubia

Aus dem Kaukasus (und von der Halbinsel Krim) sind in neuester Zeit einige *Neobisium*-Einzelstücke ohne Berücksichtigung morphologischer Variabilität als eigene

Arten beschrieben worden. Wir halten sämtliche dieser Tiere nach den Beschreibungen (ĆURČIĆ 1984, KRUMPAL 1983, 1986) für Synonyme von schon beschriebenen Arten. Um eine solche Synonymie jedoch auch zu beweisen, müßte eine Typenuntersuchung durchgeführt werden, die betreffenden Belegtiere sind jedoch zur Zeit aus verschiedenen Gründen blockiert.

Folgende Arten halten wir nicht für eindeutig gekennzeichnet:

N. actuarium Ćurčić 1984, Krim (1 ♂, 2 ♀♀). – Wird mit *carpaticum* Beier 1934 verglichen, der eine völlig andere Pedipalpen-Bezahnung hat. Wahrscheinlich synonym zu *crassifemoratum* Beier 1928.

N. concolor Ćurčić 1984, Zurnabad (1 ♀). – Wird mit *labinskyi* Beier 1937 verglichen. Vielleicht synonym zu *crassifemoratum* Beier 1928.

N. hirtum Ćurčić 1984, Stavropol Bezirk (1 ♂). – Wird mit *labinskyi* Beier 1937 verglichen. Artunterschiede ?

N. improcerum Ćurčić 1984, Krim (1 ♂, 1 ♀). – Wird mit *carpaticum* Beier 1934 verglichen, der mit anderer Pedipalpen-Bezahnung einer anderen Entwicklungslinie angehört. Vielleicht synonym zu *erythrodactylum* (L. Koch 1873).

N. latens Ćurčić 1984, Krim (2 ♂♂, 2 ♀♀). – Wird mit *labinskyi* Beier 1937 verglichen, mit der die Art überhaupt nichts zu tun hat. Wahrscheinlich wie die syntop vorkommende „Art" *actuarium* Ćurčić 1984 synonym zu *crassifemoratum* Beier 1928.

N. medvedevi Ćurčić 1984, Azerbaidzhan (1 ♀). – Überhaupt keine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen. Vielleicht synonym zu *erythrodactylum* (L. Koch 1873) oder *validum* (L. Koch 1873).

N. percelere Ćurčić 1984, Nord Osetia (1 ♀). – Wird mit *labinskyi* Beier 1937 verglichen. Artunterschiede ?

N. pallens Ćurčić 1984, Nord Osetia (1 ♂). – Wird mit *labinskyi* Beier 1937 verglichen. Vielleicht ein Synonym von *anatolicum* Beier 1949.

N. speleophilum Krumpal 1986, Krasnodarsk Bezirk (1 ♂). Wird mit *kobachidzei* Beier 1961 verglichen. Artunterschiede ?

N. vilcekii Krumpal 1983, Osetia (1 ♂). – Wird mit *labinskyi* Beier 1937 verglichen. Artunterschiede ?.

N zhiltzovae Ćurčić 1984, Turkmenien (1 ♀). – Wird mit *gentile* Beier 1939 verglichen, der wegen der distalen Stellung von *ist* einer ganz anderen Entwicklungslinie angehört. Vielleicht synonym zu *validum* (L. Koch 1873).

2.20. *Microbisium brevifemoratum* (Ellingsen 1903) (Abb. 39, 54)

Material: Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Leninavan, N Mardakert, Streu von *Parthenium argentatum, Cerasus, Armeniaca vulgaris* und *Prunus divaricata*, 24. IV. 1977 leg. RASULOVA, 21 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2118). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Leninavan, N Mardakert, 200 m, 20. X. 1984 leg. KULAGINA, 2 Expl. (IZB).

Neu für die Fauna des Kaukasus. Keine Unterschiede zu europäischen oder nordrussischen (SCHAWALLER 1985) Populationen feststellbar (Pedipalpus Abb. 39).

2.21. *Roncus microphthalmus* (Daday 1889) (Abb. 40–42)

Material: Azerbaidzhan, Shemakha Distr., V. 1982–XI. 1983 leg. ISMAILOV, 26 Expl. (ZMM)/ 6 Expl. (SMNS 1578). – Azerbaidzhan, 3–4 km SE Shemakha, Weingärten, XI. 1983 leg. ISMAILOV, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Aganos S Lachin, 1100 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 30. IV. 1983 leg. GOLOVATCH, 8 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS

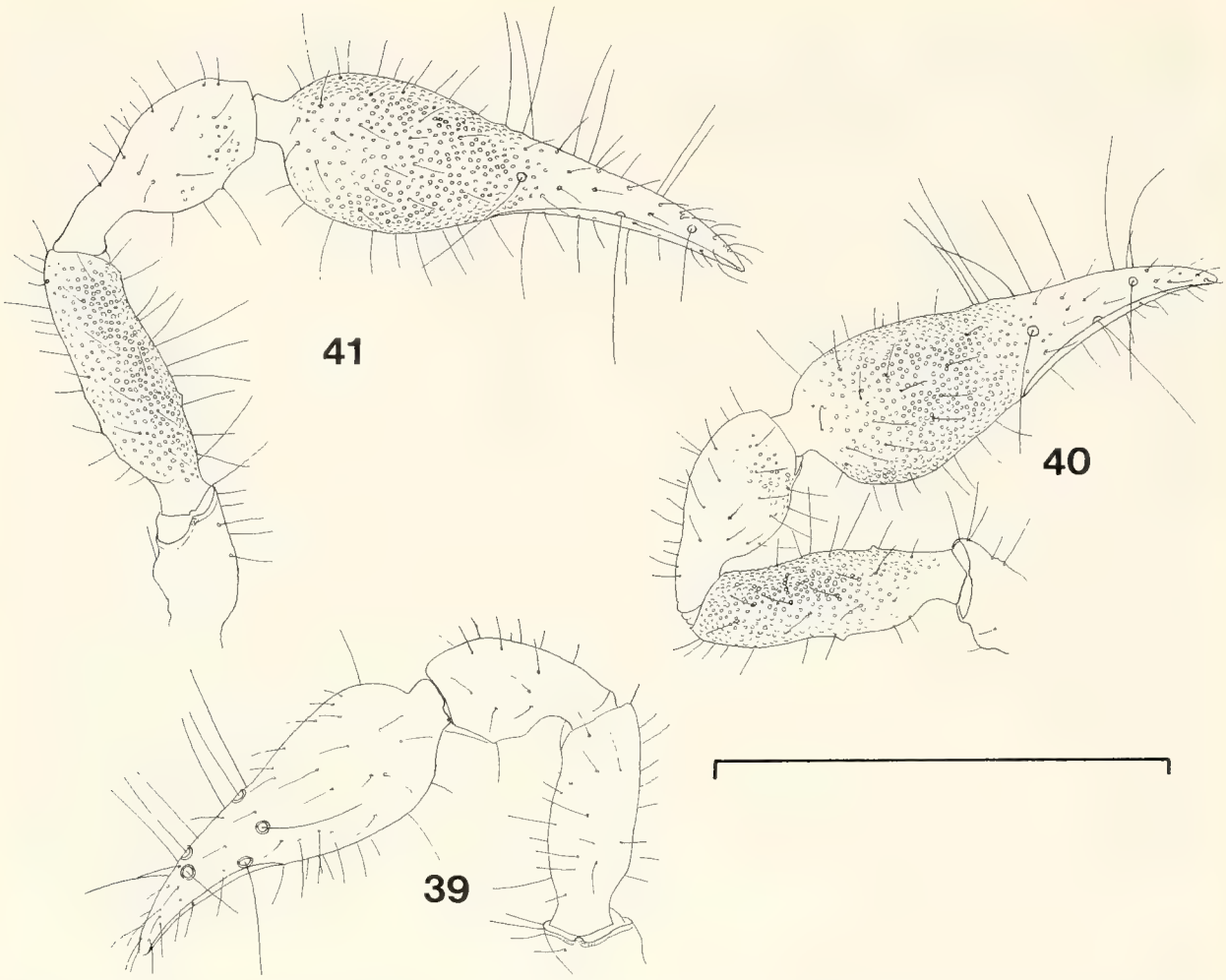


Abb. 39–41. *Microbisium brevifemoratum* von Leninavan, IZB (39) und *Roncus microphthalmus* von Alexeevka, IZB (40) und von Kerrar, IZB (41). – 39–41. Pedipalpus. – Maßstrich: 1 mm (40–41), 0.6 mm (39).

1579). – Azerbaidzahn, Nagorny Karabakh, Dashalty bei Shusha, 1100–1300 m, *Quercus-Carpinus*-Wald, 1. V. 1983 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Askeran Distr., 6 km WNW Dashbulag, nahe Badara, 850–900 m, *Quercus-Carpinus*-Wald, 2. V. 1983 leg. Golovatch, 6 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1580). – Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Dashalty S Shusha, *Corylus-Morus-Prunus*-Streu, 16. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, 6. X. 1984 leg. Aliev, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Kyurdamir Distr., Kerrar, Streu in Kornfeld, 15. II. 1979 leg. Rasulova, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Astara Distr., Istisu, *Carpinus-Quercus*-Wald, 18. X. 1983 leg. Aliev, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Avash, Fluß Vilyash-Chay, 1500 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 11. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Masaly Distr., Istisu, Garten, 1. VI. 1984 leg. Aliev, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Hyrcan Reservat, Alexeevka, 7. II. 1970 leg. Rasulova, 5 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, Teeplantage, 8. II. 1970 leg. Rasulova, 7 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, zu mehreren Zeiten leg. Rasulova, Aliev, Kulagina, ca. 20 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Gaftoni, 8. V. 1984 leg. Aliev, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Azfilial, 3. X. 1984 leg. Drapolyuk, 1 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, 2. X. 1984 leg. Aliev, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Hyrcan Reservat, Alexeevka, 50 m, *Quercus-Carpinus-Parrotia*-Streu, 13. X. 1983 leg. Golovatch, 14 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 1581). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., 8 km SW Alexeevka, *Quercus-Acer-Carpinus-Parrotia*-Streu, 250–370 m, 14.–16. X. 1983 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Astara Distr., Istisu, 8 km WSW Astara, 10–30 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald, 18. X. 1983 leg. Golovatch, 13 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Istisu, 8 km SW Masally, 80–140 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Streu, 19.–20. X. 1983 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Zakatali Reservat, zwischen den Flüssen Xilisachay und

Mouravchay, Chaikaryshan, 1200 m, *Carpinus-Fagus-Juglans*-Wald, 12. VI. 1986 leg. MIKHAILOV, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, am Fluß Katekhchay, 1000 m, *Fagus*-Bestand, 10. VI. 1986 leg. MIKHAILOV, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, Kasatinskij Wehr, 1100–1200 m, *Ulmus-Fraxinus-Crataegus*-Bestand, 11. VI. 1986 leg. MIKHAILOV, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 1100–1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 15. VI. 1986 leg. MIKHAILOV, 4 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1868). – Azerbaidzhan, 15 km WSW Mardekert, 1100 m, *Quercus-Fagus-Acer*-Wald, 2. VI. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 17 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 2182). – Azerbaidzhan, 12 km E Ismailly, Tal des Girdyman-Chay, 850–880 m, *Fagus-Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 1 V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 42 Expl. (ZMM)/15 Expl. (IZB)/8 Expl. (SMNS 2185). – Azerbaidzhan, Divivhi Distr., Kala-Alty, 20 km W Siazan, 600 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 12. VI. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 3 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 5 km N Kutkashen, 1150–1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald, 2. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 6 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, N Vartashen, 900 m, *Fagus-Quercus*-Wald, 2. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 5 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Shemaka Distr., Pirkuli, 1200–1250 m, *Quercus-Acer-Taxus*-Wald, 30. IV. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 19 Expl. (IZB)/7 Expl. (SMNS 2199). – Krasnodar Prov., Sochi, Dagomys, 250 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Gebüsch, 18. V. 1983 leg. GOLOVATCH, 4 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, Difanovka, *Quercus-Carpinus*-Wald, 18. V. 1983 leg. GOLOVATCH, 6 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Goriachy Klyuch, 12 km SW Fanagoriyskoye, bei der Höhle Fanagoriyskaya, *Fagus-Acer*-Streu, 19. V. 1983 leg. GOLOVATCH, 9 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1583). – Krasnodar Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald mit einzelnen *Fagus*, 15. V. 1985 leg. GOLOVATCH, 6 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Sochi, 8 km E Khosta, *Buxus-Fagus-Acer*-Wald bei der Höhle „Our Lady", 16. V. 1985 leg. GOLOVATCH, 11 Expl. (ZMM)/5 Expl. (SMNS 1584). – Krasnodar Prov., Severskaya Distr., 2–10 km S Ubinskaya, 300–450 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 3.–4. VII. 1986 leg. GOLOVATCH, 6 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1879). – Krasnodar Prov. Kauskasisches Staatsreservat, NE Guzeripl, 950–1000 m, *Fagus-Abies*-Wald, 7. VII. 1986 leg. GOLOVATCH, 1 Expl. (ZMM). – Krasnodar Prov., Kaukasisches Staatsreservat, Krasnaya Polyana, 600–750 m, *Quercus-Fagus-Castanea-Carpinus*-Wald, 8.–9. VIII. 1986 leg. GOLOVATCH, 11 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1884). – N Osetia, N-Osetisches Staatsreservat, Alagir, 650 m, *Fagus*-Wald, 13.–14. V. 1981 leg. MATVEEVA, 10 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 4. IX. 1983 + 18. VIII. 1984 leg. GVOZDEVA, 3 Expl. (ZMM). – N Osetia, S Alagir, 700 m, *Acer-Fagus*-Wald, 17. X. 1987 leg. GOLOVATCH, 4 Expl. (ZMM). – N Osetia, Kabardino, Sunzhenskiy Berge, zwischen Kardzhin und Elkhotovo, *Fagus*, 570 m, 13. VI.–4. VII. 1985 leg. ALEXEEV, 3 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, *Quercus*, 600 m, 4. VII. 1985 leg. MIKHAILOV, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 3. X. 1985 leg. ALEXEEV, 1 Expl. (ZMM). – Gleicher Ort, 4 km N Kardzhin, 500 m, *Quercus*, 3.–16. XI. 1985 leg. ALEXEEV, 1 Expl. (ZMM). – N Osetia, Fiagdon Becken, Ostteil der Kartsagon-Schlucht, Kartinsky Berge, 900 m, 26. V.–7. VII. 1985 leg. ALEXEEV, 1 Expl. (ZMM). – Stavropol Prov., Mt. Razvalka bei Zheleznovodsk, *Quercus-Fraxinus-Fagus*-Wald, 8. VI. 1985 leg. GOLOVATCH, 2 Expl. (ZMM). – Kabardino-Balkaria, Unter-Chegem, 800 m, *Fagus*-Wald, 14. VII. 1986 leg. GOLOVATCH, 2 Expl. (ZMM). – Checheno-Ingushetia, Assa Tal, 9 km SSW Muzhichi, 800 m, *Fagus-Alnus-Carpinus*-Wald, 15. VII. 1986 leg. GOLOVATCH, 45 Expl. (ZMM)/6 Expl. (SMNS 1896). – Georgien, Abkhazia, Ritsa See, *Abies-Picea*-Wald, 12. IX. 1985 leg. USHAKOV, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Kutaissi Distr., Sataplia Staatsreservat, 25. X. 1981 leg. GOLOVATCH, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Surami (= Rikoti) Pass, 1000 m, *Fagus-Alnus-Castanea-Rhododendron*-Wald, 14. IV. + 17. V. 1983 leg. GOLOVATCH, 11 Expl. (ZMM). – Georgien, 50 km W Mestia, W Dizi, 800 m, 19. IX. 1986 leg. RYVKIN, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, Inguri Tal, Khumprer Schlucht, 2 km oberhalb Delta bei Dizi, 1000 m, 9.+ 14. IX. 1986 leg. RYVKIN, 9 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1874). – Georgien, Mestia Distr., Khaishura Schlucht bei Khaishi, 2 km oberhalb Delta, 600 m, *Quercus-Fagus*-Wald, 5. IX. 1986 leg. RYVKIN, 18 Expl. (ZMM). – Georgien, Nenskra Schlucht, Lukhi N Khaishi, 800 m, 2. IX. 1986 leg. RYVKIN, 4 Expl. (ZMM). – Georgien, 10 km N Djvari, 800 m, *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 20.–21. VIII. 1986 leg. GOLOVATCH, 6 Expl. (ZMM). – Georgien, 40 km W Mestia, Kherkhvashi, E Nakra (= Naki), 1250–1700 m, *Quercus-Fagus-Carpinus-Picea-Abies*-Wald, 21. VIII.–21. IX. 1986 leg GOLOVATCH, 8 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1895). – Georgien, 40 km W Mestia, oberhalb Kherkhvashi, 1900–2200 m, Waldgrenze (*Azalea-Picea-Abies*) und auf subalpinen Matten, 21. IX. 1986 leg. GOLOVATCH, 2 Expl. (ZMM). – Georgien, Babaneuri Staatsreservat, 16 km ENE Akhmeta, 500 m, *Fagus-Quercus-Carpinus*-Wald, 4.–5. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 12 Expl. (ZMM). – Georgien, Batsaro Staatsreservat, 20 km N Akhmeta,

800–850 m, 5.–6. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 9 Expl. (ZMM). – Georgien, N Kvareli, 700–750 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*, 4. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 7 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 2193). – Georgien, Surami Berge, Pass Djvari zwischen Gomi und Sachkhere, 850 m, *Alnus-Fagus-Rhododendron*-Wald, 7. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 1 Expl. (ZMM).

Diese neuen Funde bestätigen die hohe Variabilität der Pedipalpen-Proportionen und der absoluten Maße (siehe SCHAWALLER 1983 a), auch die Granulierung der Pedipalpen ist mal stärker, mal schwächer ausgeprägt. In einigen Serien finden sich – abgesehen vom Sexualdimorphismus – kleinere Tiere mit kürzerem Pedipalpen-Femur und schlankerer Chela und größere Tiere mit längerem Femur und plumperer Chela ohne Übergänge, in anderen Serien liegen beide Extremformen einschließlich aller Übergänge vor. Ohne Kenntnis guter arttrennender Merkmale und solcher, die nur infraspezifisch variieren, ist dieses umfangreiche Material (von uns) nicht in verschiedene Biospezies zu zerteilen (Abb. 40–41).

Aus einer kaukasischen Höhle (Snezhnaya, Sochi Distr.) hat KRUMPAL (1986) nach einem einzelnen ♂ die Art *birsteini* beschrieben. Diese soll sich von *microphthalmus* und *corimanus* durch Carapax-Chaetotaxie, Pedipalpen-Proportionen und Stärke der Pedipalpen-Granulierung unterscheiden. Wegen der bereits erwähnten Variabilität dieser Merkmale gehört *birsteini* Krumpal 1986 vermutlich in die Synonymie von *microphthalmus* (Daday 1889).

2.22. *Roncus corimanus* Beier 1951 (Abb. 42)

Material: Georgien, Abkhazia, Gumista Staatsreservat, 6. VI. 1982 leg. BOHÁČ, 23 Expl. (ZMM)/10 Expl. (SMNS 1582). – Georgien, 10 km N Djvari, *Buxus-Fagus-Picea-Taxus*-Wald, 800 m, 20.–21. VIII. 1986 leg. GOLOVATCH, 46 Expl. (ZMM)/8 Expl. (SMNS 1889).

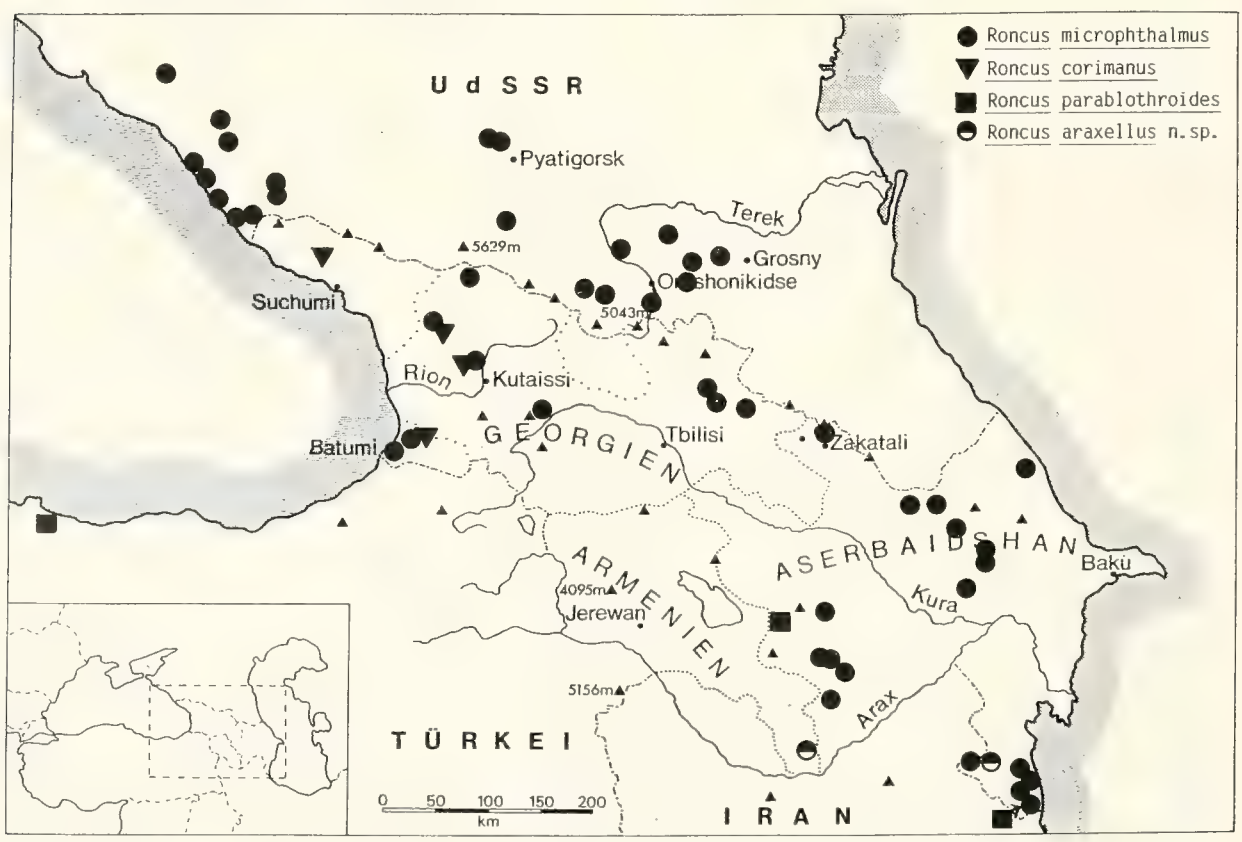


Abb. 42. Fundorte von *Roncus*-Arten im Kaukasus.

2.23. *Roncus parablothroides* Hadži 1938 (Abb. 42–45)

Material: Azerbaidzhan, Astara Distr., Istisu, 8 km WSW Astara, 10–30 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald, 18. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nadirkhanly, 12 km NE Kelbadjar, 1200 m, *Fraxinus-Juglans*-Bestand, 1. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (IZB).

Die Zuordnung dieser Einzeltiere zu *parablothroides* (Locus typicus: Südserbien) erfolgt nur unter Vorbehalt. Uns liegt Vergleichsmaterial aus dem Museum Genf vor (Nord-Türkei, Bolu, det. Mahnert), was gut auf die Beschreibung paßt, welches aber eine hohe Variabilität der Pedipalpen-Proportionen zwischen den Geschlechtern zeigt (♀: Abb. 45, ♂: Abb. 44). Die neuen Funde (♂: Abb. 43) besitzen noch längere Pedipalpen-Finger, die Granulierung der Pedipalpen ist stärker und der Femur trägt medial 2 Tuberkel.

Den Erstnachweis für Anatolien (Ordu) liefert Beier (1969). Der Nachweis von *parablothroides* im Iran (Schawaller 1983 b) ist falsch: Bei dem Tier handelt es sich um *Roncus viti* Mahnert 1974, wie wir durch Vergleich mit dem Typus feststellen konnten. Diese Art besitzt viel längere Pedipalpen-Finger und eine kugelige, nicht so schlanke Pedipalpen-Hand.

2.24. *Roncus araxellus* **n. sp.** (Abb. 42, 46–53)

♂ Holotypus: USSR, Armenien, Kafan Distr., Shikahoh Reservat, Shikahoh, 900–950 m, *Quercus-Fagus-Carpinus*-Wald, 28. IV. 1983 leg. Golovatch (ZMM).

Paratypen: Zusammen mit Holotypus, 6 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1904). – Azerbaidzhan, Farm Azerbaidzhan, 10 km SE Lerik, 550 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Bestand am Fluß, 12. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM).

Derivatio nominis: Ableitung vom Fluß Arax.

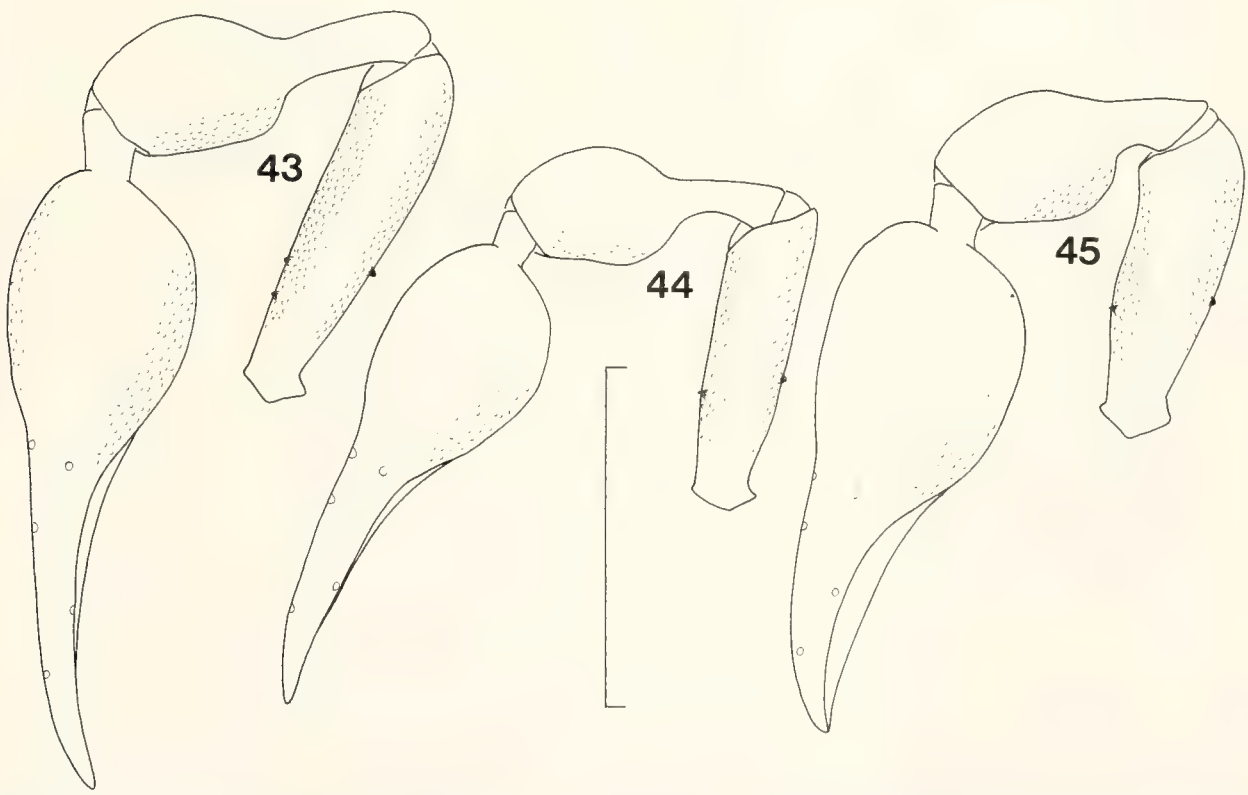


Abb. 43–45. *Roncus parablothroides* aus Azerbaidzhan, Istisu, ZMM (43) und aus der Nord-Türkei, Bolu, MHNG (♂: 44, ♀: 45). – 43–45. Pedipalpus. – Maßstrich: 1 mm.

Diagnose: Eine Art der Gattung *Roncus*, allein kenntlich durch die Pedipalpen-Proportionen (schlanke Chela und lange Finger, langgestreckte Tibia). Innerhalb aller bislang bekannten Arten aus Osteuropa, Vorder- und Mittelasien allein dadurch isoliert stehend.

Beschreibung: Carapax (medial 0.65 mm lang) 1.35x länger als breit, Epistom spitz vorragend, 1 Paar Augenflecke; mit insgesamt 24 Borsten, davon 4 am Vorderrand und 6 am Hinterrand (Taxie siehe Abb. 50). Tergitbeborstung: 8-10-10-12-12-12-12-12-11-8-6; Sternit-Beborstung: alle Segmente mit 12-14 Borsten, ♂ Genitaloperkel mit 13-14 Borsten (Abb. 52); Analkonus 2+2. Lobus der Gnathocoxen mit 4 Borsten, Coxen der Palpen mit 8-9 Borsten, Coxa I mit 7 (Abb. 51), Coxa II mit 7, Coxa III mit 6-7, Coxa IV mit 7-8 Borsten. Cheliceren (Abb. 49) mit 6 Stammborsten; beweglicher Finger mit

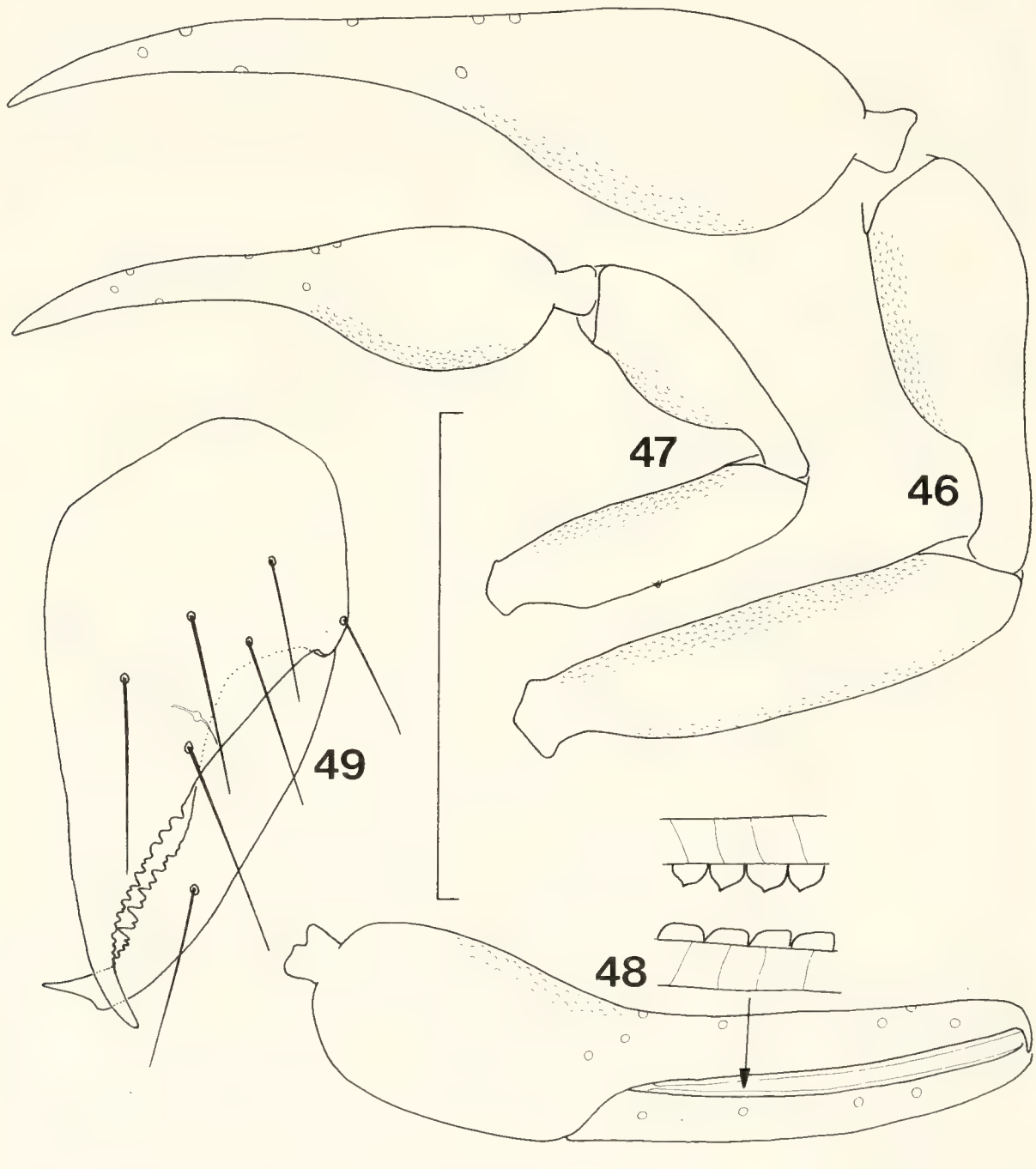


Abb. 46–49. *Roncus araxellus* n. sp., Paratypus aus Azerbaidzhan, SE Lerik, ZMM (46) und Paratypus aus Armenien, Shikahoh, SMNS 1904 (47–49). – 46–47. Pedipalpus, – 48. Chela von lateral mit Trichobothriotaxie und Bezahnung, – 49. Chelicere mit Chaetotaxie. – Maßstrich: 1 mm (46–47), 0.75 mm (48–49).

13 Zähnen, davon die mittleren abwechselnd größer und kleiner; fester Finger mit 14 Zähnen; Spinnhöcker nur schwach vorragend; Flagellum mit 8 gefiederten Borsten, die letzte nur 1/3 so lang wie die vorletzte; Serrula externa mit 23-25 Lamellen. Pedipalpen (Abb. 47–48): Femur (0.69/0.18 mm) 3.9x, Tibia (0.60/0.21 mm) 2.9x, Chela mit Stiel (1.20/0.29 mm) 4.15x länger als breit; fester Finger 1.2x länger als Hand mit Stiel; fester Finger mit etwa 65 spitzen Zähnen, beweglicher Finger mit etwa 60 flachen Zähnen; Femur, Tibia und Hand medial gleichmäßig granuliert; Femur lateral mit 1 Tuberkel; Taxie der Trichobothrien siehe Abb. 48. Laufbein IV (Abb. 53): Tibia (0.54/0.10 mm) 5.4x, Tarsus I (0.18/0.08 mm) 2.2x, Tarsus II (0.30/0.06 mm) 5.0x länger als breit; Tibia, Tarsus I und Tarsus II mit je 1 Tastborste (Taxie siehe Abb. 53); Subterminalborste gegabelt und gezähnt; Klauen mit Außenzähnchen.

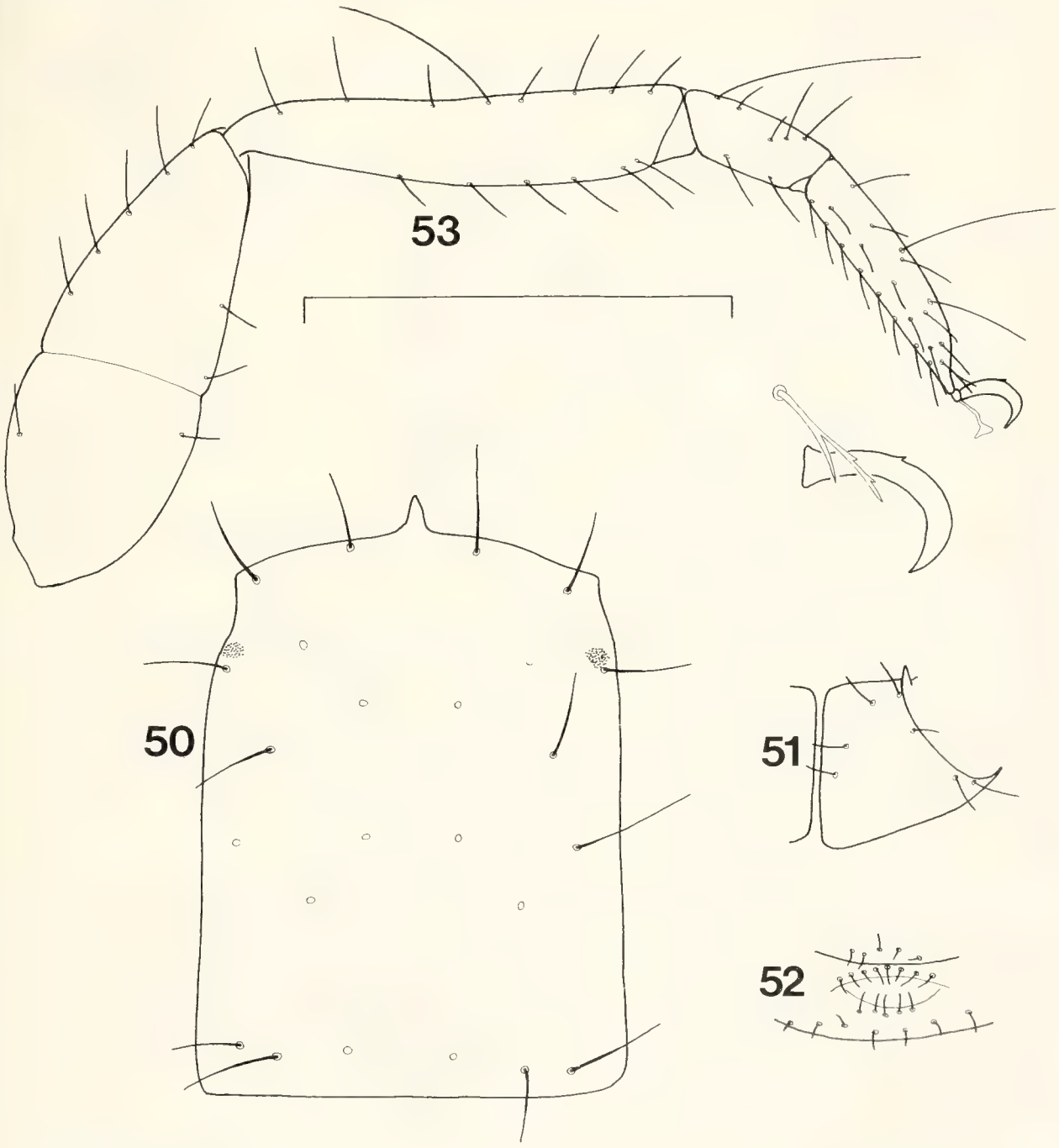


Abb. 50–53. *Roncus araxellus* n. sp., Paratypus aus Armenien, Shikahoh, SMNS 1904. – 50. Carapax mit Chaetotaxie, – 51. Coxa I mit Chaetotaxie (frontal oben), – 52. Beborstung des ♂ Genitaloperkel (frontal oben), – 53. Laufbein IV mit Taxie der Tastborsten und vergrößert gezeichneter Klaue und Subterminalborste. – Maßstrich: 0.5 mm.

Abb. 54. Fundorte einiger Neobisiidae und Olpiidae im Kaukasus.

Variabilität: Das Einzelexemplar aus Azerbaidzhan paßt nicht ganz in die größere Serie aus Armenien. Die Pedipalpen-Granulierung ist stärker, der Pedipalpen-Femur lateral ohne Tuberkel und überhaupt ist das Tier größer: Femur der Pedipalpen (1.05/0.25 mm) 4.2x, Tibia (0.87/0.32 mm) 2.7x, Chela mit Stiel (1.85/0.44 mm) 4.2x länger als breit (Abb. 46).

Beziehungen: Aus Osteuropa, Vorder- und Mittelasien ist keine *Roncus*-Art publiziert, die eine so schlanke Pedipalpen-Chela mit langen Fingern und eine so langgestreckte Pedipalpen-Tibia wie *araxellus* n. sp. besitzt. Die Art steht dadurch relativ isoliert und die verwandtschaftlichen Beziehungen lassen sich daher noch nicht diskutieren. Ähnliche Pedipalpen-Proportionen besitzen einige troglobionte Arten aus Südeuropa, beispielsweise *cerberus* (Simon 1879) aus Südfrankreich und *juvencus* Beier 1939 aus Spanien, die jedoch anderen Entwicklungslinien angehören dürften.

2.25. *Acanthrocreagris redikorzevi* Dashdamirov 1988 (Abb. 54)

Material: Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Leninavan, N Mardarkert, 26. X. 1984 leg. Aliev, 1 ♂ Holotypus, 1 ♀ Paratypus (IZB). – Azerbaidzhan, 3–4 km SE Shemakha, Weingärten, XI. 1983 leg. Ismailov, 3 Paratypen (ZMM)/1 Paratypus (SMNS 1866).

Die Art wird an anderer Stelle ausführlich behandelt und abgebildet (Dashdamirov 1988), weshalb sich hier eine weitere Diskussion erübrigt.

2.26. *Calocheiridius libanoticus* Beier 1955 (Abb. 54–55)

Material: Azerbaidzhan, Apsheron Halbinsel, am See Ganlu-Giol unter Steinen, 2. IV. 1984, 13. V. 1984, 19. V. 1984, 10. IV. 1985 leg. Dashdamirov, 7 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2120). – Azerbaidzhan, Apsheron Halbinsel, Yasamal-Tal, 13. V. 1979 leg. Dunin, 1 Expl. (IZB). –

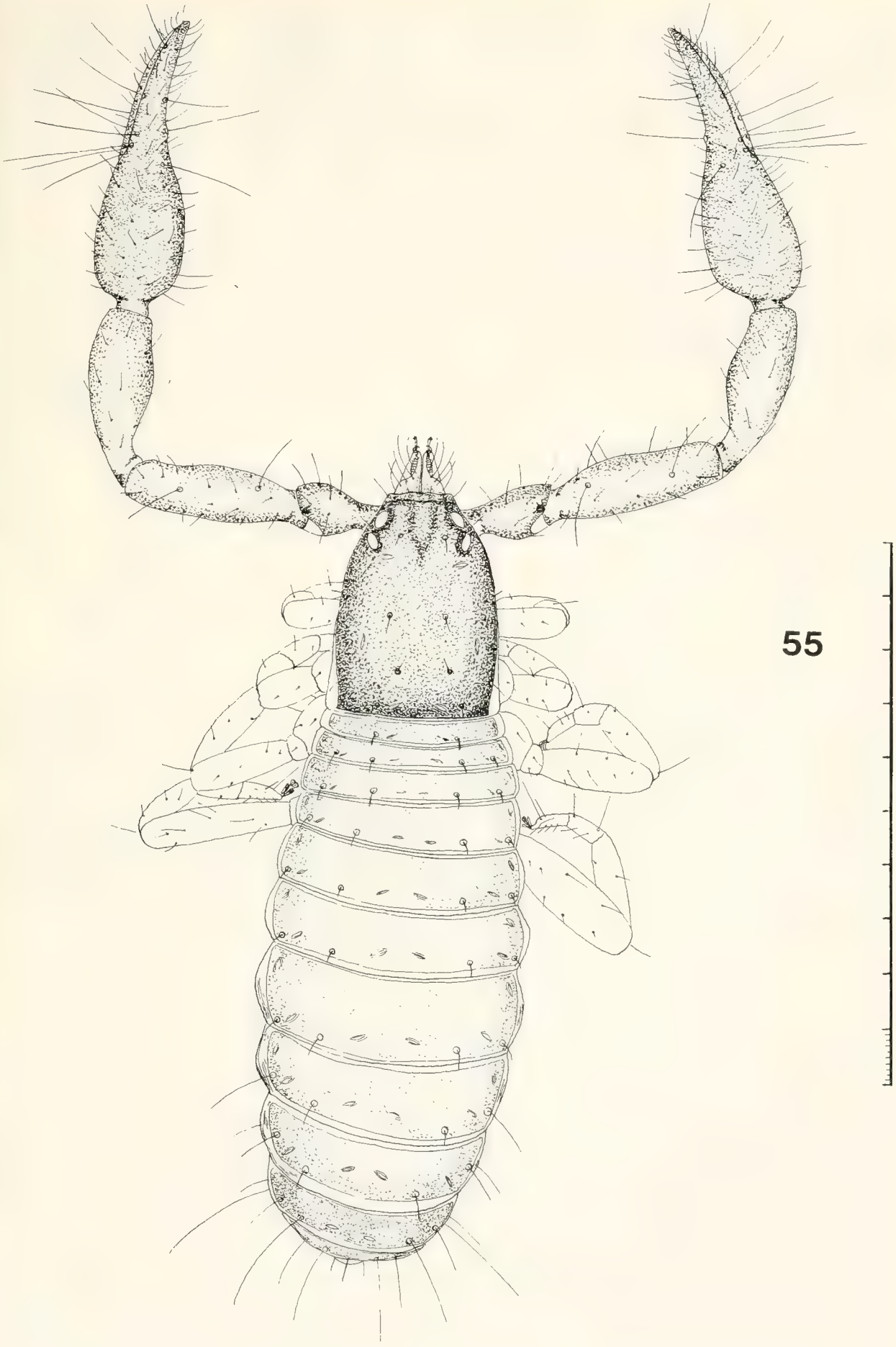


Abb. 55. *Calocheiridius libanoticus*, ♂ von Ganly-Giol, IZB, Dorsalansicht.

Abb. 56. Fundorte einiger Atemnidae und Cheiridiidae im Kaukasus.

Azerbaidzhan, Baku, Bailov-Park, unter *Pinus*-Rinde, 6.–7. III. 1987 leg. ASLANOV & MEKHTIEVA, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Baku, Sekundärwald, 30. IX. 1984 leg. ASLANOV, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, 50 km SW Baku, Gobustan, 12. V. 1985 leg. BERMAN & DASHDAMIROV, 3 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2119).

Diese Tiere zeigen keine bemerkenswerten Unterschiede gegenüber Material aus Israel (Galiläa, Allonim, leg. SCHMALFUSS & SCHAWALLER, SMNS 1857), weshalb wir an der Artzugehörigkeit nicht zweifeln. Die Art ist von Italien und Malta im Westen über die gesamte Türkei bis nach Israel im Süden verbreitet, die neuen Funde markieren die bisher bekannte Grenze im Osten. Neu für die Fauna der USSR!

2.27. *Apocheiridium ferum* (Simon 1879) (Abb. 56–57)

Material: Azerbaidzhan, Khanlar Distr., Adjikent, 1500 m, unter *Fagus orientalis*-Rinde, 19. VIII. 1986 leg. DASHDAMIROV, 10 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2117).

Diese Art ist bereits aus dem Kaukasus bekannt (Lenkoran: REDIKORZEV 1935). Die Art *rossicum* Redikorzev 1935 (angegebene Verbreitung: Estland, Leningrad, Perm/Ural, NW-Sibirien) besitzt langgestrecktere Pedipalpen als *ferum* (Abb. 57). Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß diese Proportionen von *rossicum* in die Variationsbreite von *ferum* fallen, was noch genauer untersucht werden müßte.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die obige Serie hinter *Fagus*-Rinde in einer Höhe von 15 m gesammelt wurde. Vielleicht lebt die Art häufiger in dieser Höhe und wird deshalb weniger gefangen. Es ist denkbar, daß in dieser Höhe die mikroklimatischen Bedingungen anders sind als in Bodennähe.

2.28. *Atemnus politus* (Simon 1878) (Abb.56)

Material: Azerbaidzhan, Shemakha Distr., 5. XI. 1982 leg. Ismailov, 3 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Saatly Distr., Djafarkhan, 10. IV. 1978 leg. Dunin, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nabran, 30 km NW Khachmas, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 21.–22. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 4 Expl. (IZB). – Georgien, Vashlovan Reservat, 500–580 m, lichter *Juniperus-Pistacia*-Wald, 7.–9. V. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1573).

2.29. *Diplotemnus piger* (Simon 1878) (Abb. 56, 58)

Material: Azerbaidzhan, Agdash Distr., Turianchay Staatsreservat, 200 m, unter *Salix*-Rinde, 24. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB).

Dieses Einzeltier ist relativ klein und besitzt sehr plumpe Pedipalpen (Abb. 58). Die Pedipalpen-Proportionen von *piger* sind sehr variabel, Unterschiede lassen sich mög-

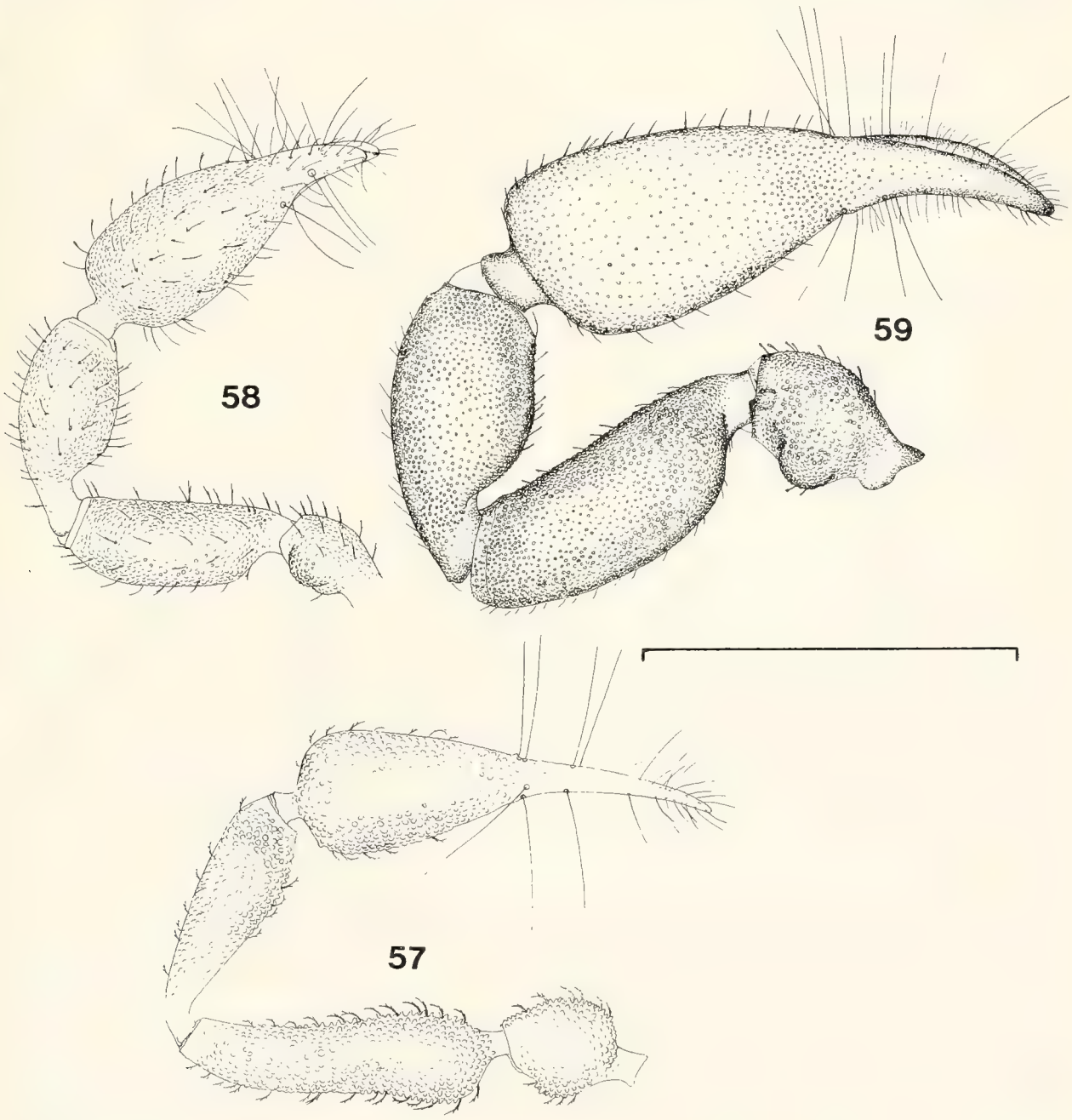


Abb. 57–59. *Apocheiridium ferum* von Adjikent, IZB (57), *Diplotemnus piger* vom Turianchay Reservat, IZB (58) und *Beierochelifer* spec. von Dashalty (59). – 57–59. Pedipalpus. – Maßstrich: 1 mm (58–59), 0.4 mm (57).

licherweise auf Sexualunterschiede oder auf das Vorliegen unterschiedlicher Entwicklungsstadien zurückführen. Wahrscheinlich gehören hierher in die Synonymie *ophthalmicus* Redikorzev 1949 und *pomerantzevi* Redikorzev 1949 (W. S.: Typusuntersuchung in Vorbereitung). *Diplotemnus piger* ist schon aus der Türkei (Beier 1963) und dem Iran (Beier 1971) nachgewiesen, für die Fauna der USSR ist es der Erstnachweis.

2.30. *Lamprochernes nodosus* (Schrank 1761) (Abb. 60, 67)

Material: Azerbaidzhan, Zakatali Distr., Zakatali Staatsreservat, Matsekh, 700 m, *Fagus orientalis*-Streu, 28. VI. 1986 leg. Aliev, 3 Expl.(IZB). – Armenien, Dilizhan Staatsreservat, Neshaken, 6 km S Salakh, 1700 m, lichter *Quercus*-Wald unter Rinde, 30. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 2184).

Diese in Europa weit verbreitete Art wurde auch schon aus dem Iran gemeldet (Mahnert 1974).

2.31. *Pselaphochernes lacertosus* (L. Koch 1873) (Abb. 63–67)

Material: Azerbaidzhan, Apsheron Halbinsel, am See Ganly-Giol unter Steinen, 22. IV. 1984, 18.–19. V. 1984, 18. X. 1984, 10. IV. 1985 leg. Dashdamirov, 46 Expl. (IZB)/5 Expl. (SMNS 2122).

Verglichen mit einer Serie aus Spanien (S Barcelona, Segur, Zypressen-Streu, leg. Scheuern, SMNS 1478) konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Die Finger der Pedipalpen-Chela sind allenfalls etwas länger bei dem neuen Material, aber längst nicht so lang wie etwa bei *P. scorpioides* (Kap. 2.32.). Neunachweis für die Fauna der USSR!

Entdeckt unter festgefügten Steinen in *Artemisia*-Halbwüste, manchmal gesellschaftlich.

2.32. *Pselaphochernes scorpioides* (Hermann 1804) (Abb. 67)

Material: Armenien, Idjevan, Laubholz-Gebüsch, 16. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Armenien, Idjevan Distr., Tsakhkavan, 850–900 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald, 25. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 4 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nabran, 30 km NW Khachmas, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 21.–22. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 5 Expl. (ZMM)/5 Expl. (IZB)/3 Expl. (SMNS 2208). – Azerbaidzhan, Chilisa, 7 km N Kelbadjar, 1450–1500 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nadirkhanly, 12 km NE Kelbadjar, 1200 m, *Fraxinus-Juglans*-Bestand, 1. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2186).

2.33. *Allochernes wideri* (C. L. Koch 1843) (Abb. 61, 67)

Material: Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, Ordubad Distr., Bilav, Tal des Paraga-Chay, unter *Salix*-Rinde, 17. VII. 1984 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB).

Mit mitteleuropäischen Funden verglichen, keine arttrennenden Unterschiede feststellbar.

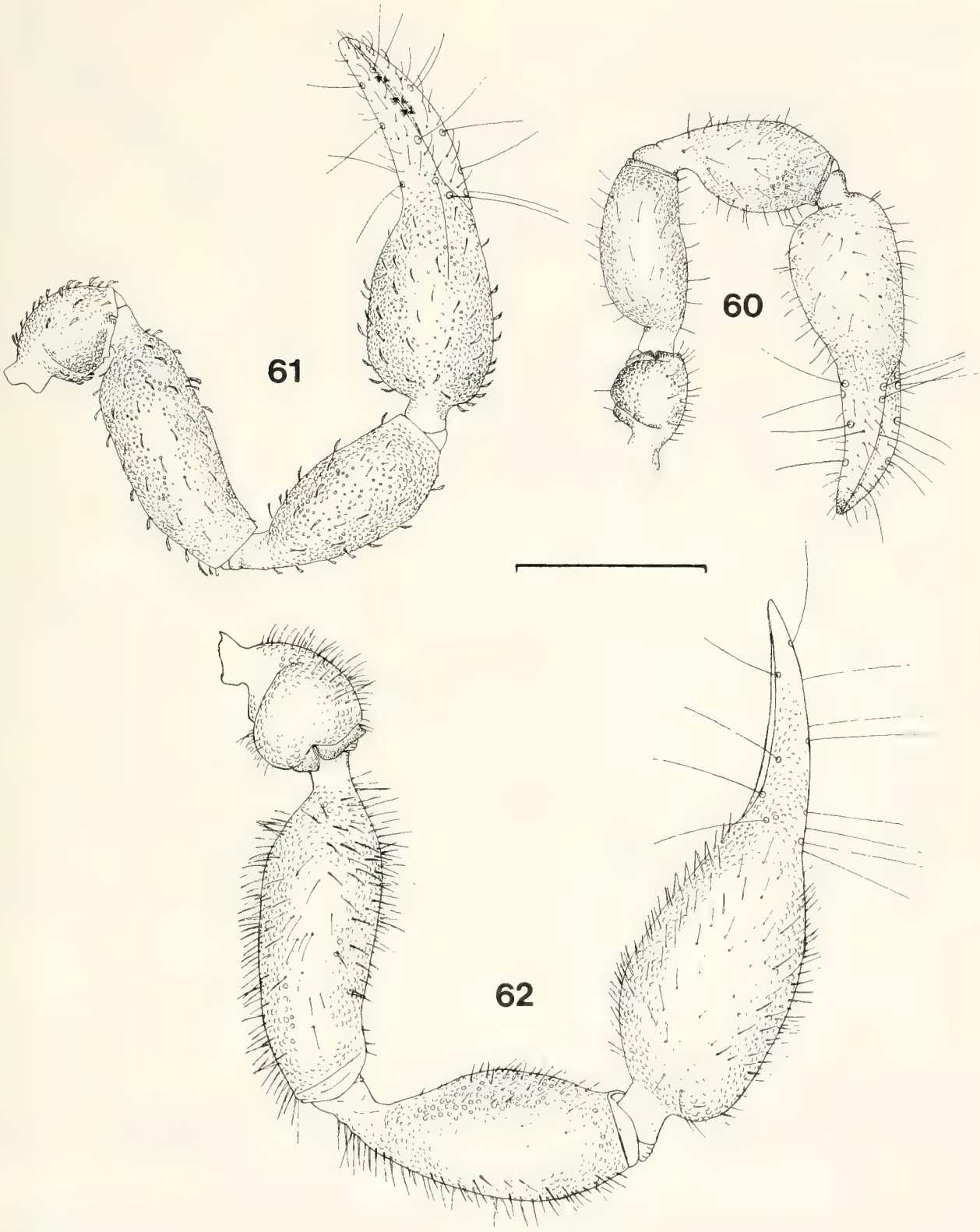


Abb. 60–62. *Lamprochernes nodosus* von Matsekh, IZB (60), *Allochernes wideri* von Paraga-Chay, IZB (61) und *Megachernes pavlovskyi* aus der Azykhskaya-Höhle, IZB (62). – Maßstrich: 0.5 mm.

2.34. *Allochernes* spec. (Abb. 67–68)

Material: Azerbaidzhan, Drmbon, 30 km WSW Mardakert, 800–850 m, 1.–2. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (IZB).

Wahrscheinlich handelt es sich um eine neue Art, was anhand des Einzeltieres wegen morphologischer Variabilität noch nicht geklärt werden kann. Außerdem ist der Status

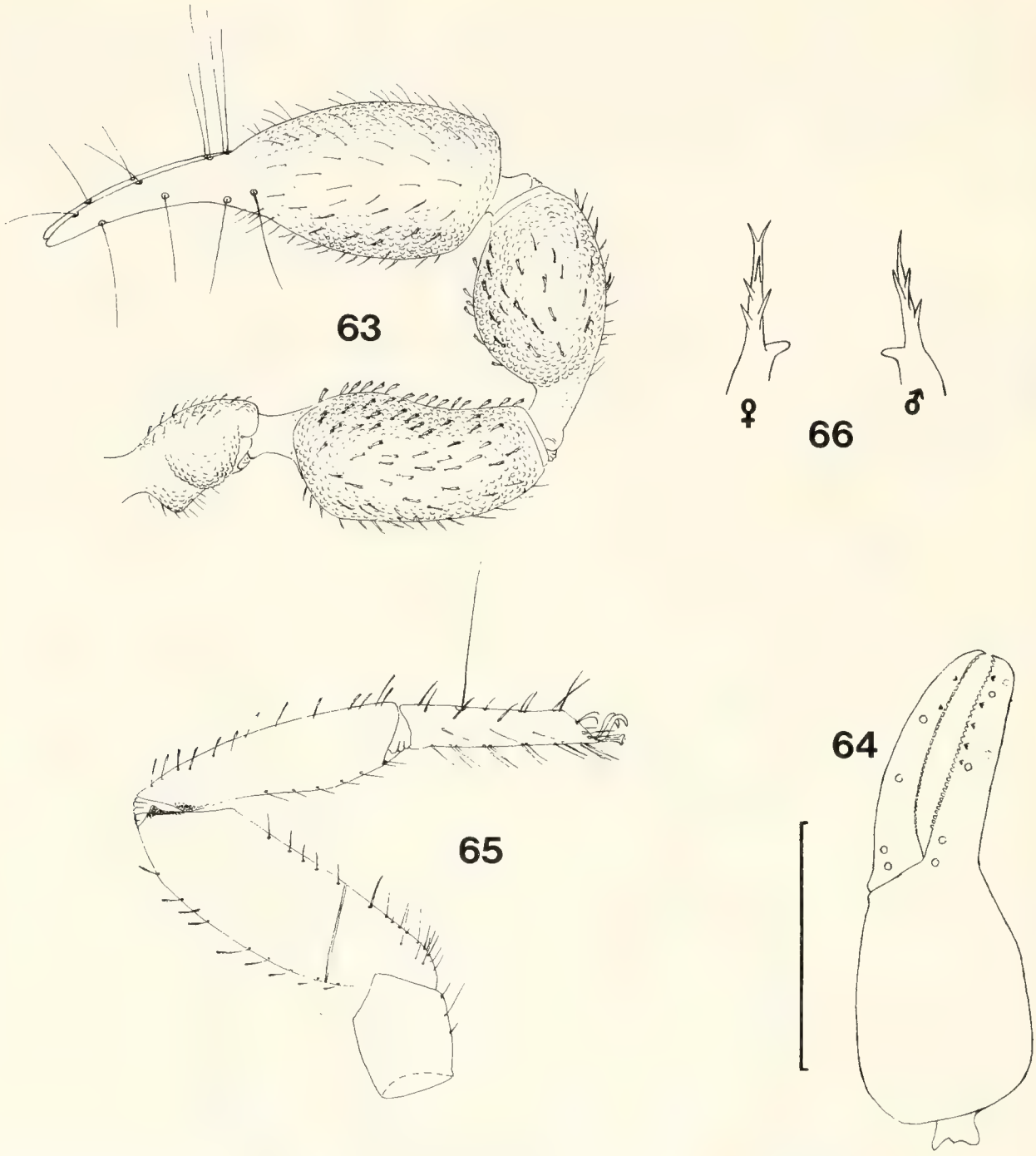


Abb. 63–66. *Pselaphochernes lacertosus* von Ganly-Giol, IZB. – 63. Pedipalpus des ♂, – 64. Chela von lateral mit Trichobothriotaxie und Bezahnung, – 65. Laufbein IV des ♂, – 66. Galaea. – Maßstrich: 0.5 mm (63–64), 0.43 mm (65).

mehrerer asiatischer *Allochernes*-Arten noch unklar. Das vorliegende Einzelstück (♂) besitzt eine schlanke Pedipalpenhand (Chela ohne Stiel: 0.81/0.24 mm; Tibia: 0.44/0.18; Femur: 0.48/0.15); Chela medial ohne Nebenzähne; Chela lateral am festen Finger 5, am beweglichen 6 Nebenzähne; mittlere Halbtergite mit insgesamt nur 6–7 Borsten; Endtergit ohne Tasthaare.

Allochernes elbursensis Beier 1969 (Iran: 40 km W Teheran) hat eine ähnliche Chela-Form, aber eine schlankere Pedipalpen-Tibia, außerdem besitzt diese Art auch lateral keine Nebenzähne. Ebenfalls überhaupt keine Nebenzähne vorhanden sind bei *brevipilosus* Beier 1967 (Afghanistan: 20 km E Kabul) und bei *turanicus* (Redikorzev 1934) (Turkmenien: Iolatan), diese letzte Art besitzt auch bedeutend zahlreichere Borsten auf den Halbtergiten.

Abb. 67. Fundorte einiger Chernetidae im Kaukasus.

Aus Georgien (Schiraki-Steppe im Bau von *Microtus socialis*) hat Beier (1961) *Allochernes microti* beschrieben. Einer von uns (W. S.) konnte die Typenserie (Museum Wien) untersuchen. Wie in der Originalbeschreibung angegeben und abgebildet, sind die Pedipalpen (insbesondere Tibia) viel plumper als bei anderen europäischen und kleinasiatischen Arten.

2.35. *Dinocheirus panzeri* (C. L. Koch 1837) (Abb. 67, 69–71)

Neues Synonym: ssp. *caucasicus* Kobakhidze 1963.

Material: Azerbaidzhan, Talysh Berge, Aurora S Lenkoran, in Pilz, 9. IX. 1984 leg. Kompantsev, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 12 km E Ismailly, Tal des Girdyman-Chay, 850–880 m, *Fagus-Quercus-Carpinus-Acer*-Wald hinter Rinde, 1. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM)/2 Expl. (IZB).

Mahnert (1978) hat die Variabilität der Pedipalpen-Proportionen und die Synonymie von *rufeolus* (Simon 1879) ausführlich und plausibel behandelt. Das hier aufgeführte ♂ von Aurora besitzt eine Palpenhand mit deutlicher Längsfurche (und damit einhergehend eine hohe Zahl von Hautkegelorganen). Kobakhidze (1963) beschreibt einige Tiere aus dem Kaukasus mit Maßangaben der Pedipalpen, die aufgelisteten Proportionen passen gut in das Variationsspektrum von *panzeri*. Deshalb ist eine subspezifische Trennung von kaukasischen Tieren taxonomisch nicht nachvollziehbar und die ssp. *caucasicus* Kobakhidze 1963 ist als Synonym der Nominatform zu betrachten.

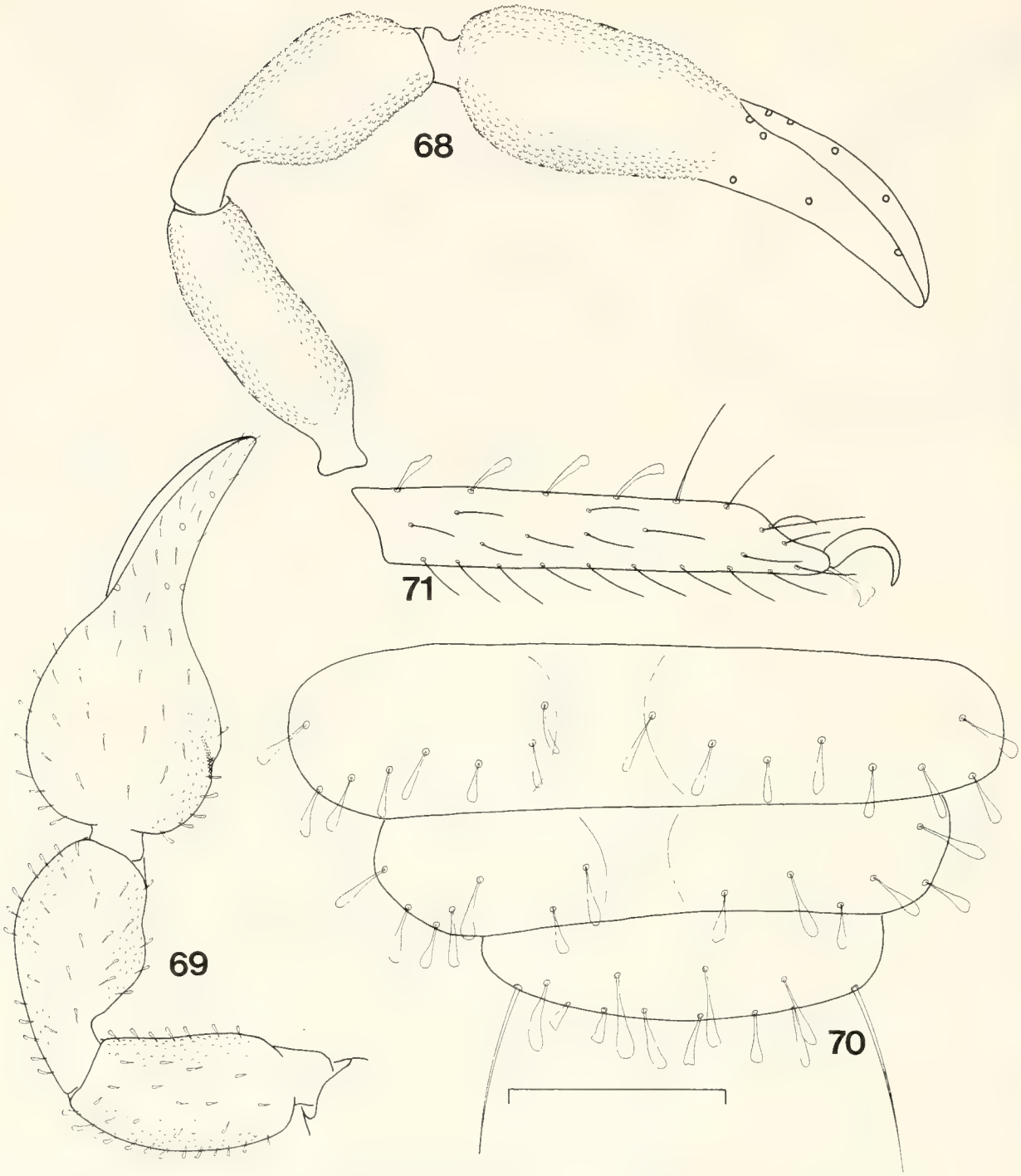


Abb. 68–71. *Allochernes* spec. von Drmbon, IZB (68) und *Dinocheirus panzeri* aus Girdyman-Chay, ZMM (69–71). – 68–69. Pedipalpus, –70. Endtergite mit Beborstung, – 71. Tarsus IV. – Maßstrich: 0.5 mm (69), 0.33 mm (68), 0.2 mm (70–71).

2.36. *Chernes hahni* L. Koch 1873 (Abb. 72–76, 79)

Material: Armenien, Kafan, 27. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Armenien, 4 km NNW Megri, Legvaz, 1000 m, *Juglans-Quercus*-Gebüsch mit *Paliurus* und *Rosa*, 24.–25. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (SMNS 1921). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Shusha, 1300 m, unter *Morus*-Rinde, 12. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 5 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, 2. IX. 1985 leg. Dashdamirov & Berman, 5 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Shusha, Tal des Karkar-Chay, 1000 m, unter *Salix*-Rinde, 12. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 10 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, S Shusha, Tal des Dashalty, unter *Morus*-Rinde, 16. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, Shusha, Isa-Bulag-Quelle, unter *Carpinus*-Rinde, 15. VIII. 1986 leg. Dashdami-

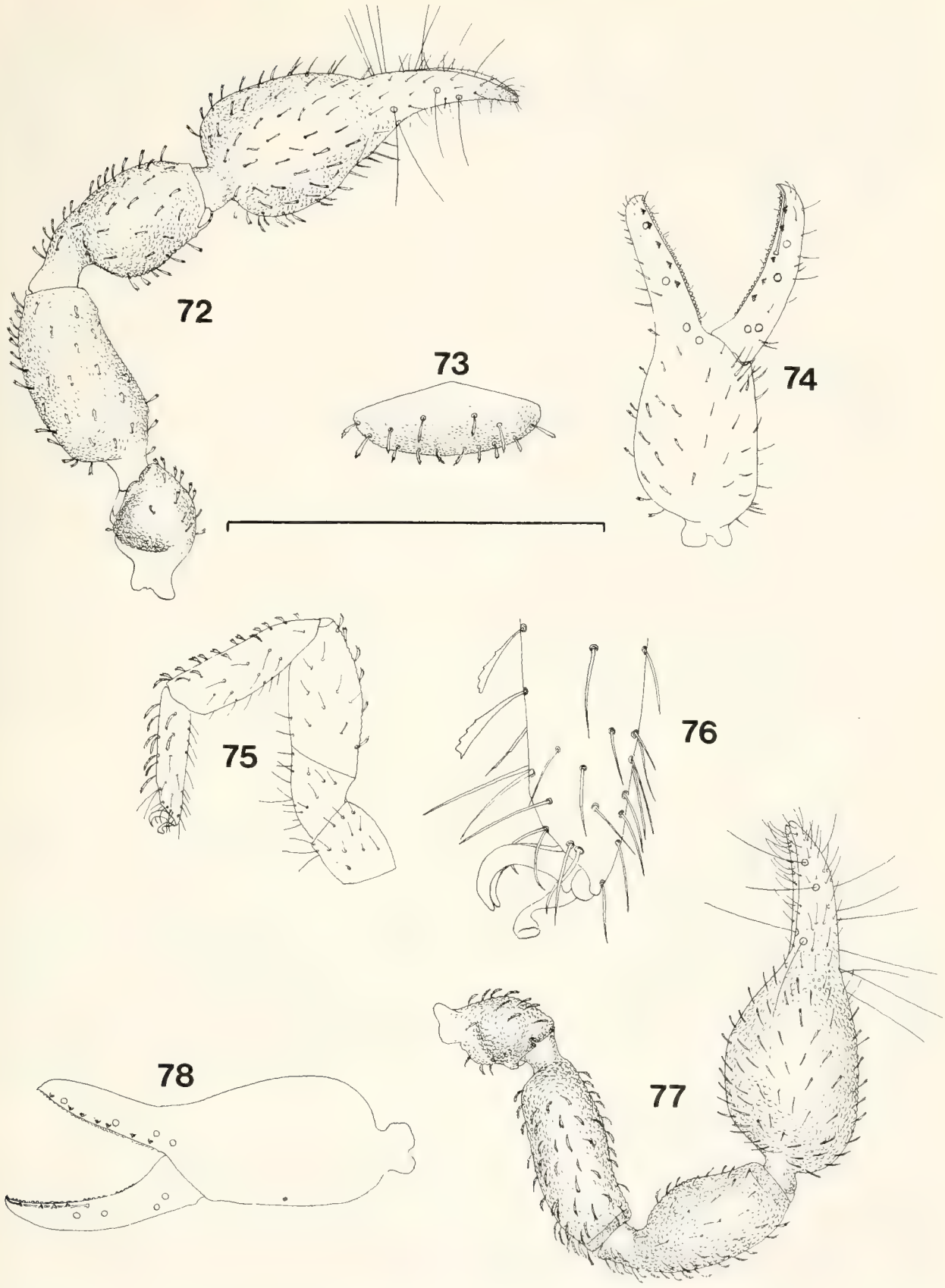


Abb. 72–78. *Chernes hahni* (72–76) und *Chernes horvathi* (77–78). – 72. Pedipalpus, Shusha, IZB; – 73. Endtergit, Shusha, IZB; – 74. Chela von lateral, Karkar-Chay, IZB; – 75. Laufbein IV, Nasirvaz, IZB; – 76. Tarsus IV, Nasirvaz, IZB; – 77. Pedipalpus, Avash, IZB; – 78. Chela von lateral, Avash, IZB. – Maßstrich: 1 mm (außer 76).

ROV, 4 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Lerik Distr., Zuvand, Divagach, 1300 m, unter *Populus*-Rinde, 29. VI. 1985 leg. DASHDAMIROV, 6 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2123). – Gleicher Ort, 15. VII. 1983 leg. DASHDAMIROV, 6 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Lerik Distr., Zuvand, Leleyran, 1400 m, unter *Populus*-Rinde, 3. VII. 1985 leg. DASHDAMIROV, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Zuvand, Gosmalian, 1350 m, Baumstumpf, 2. VII. 1985 leg. DASHDAMIROV, 3 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Yardymly Distr., Avash, 1500 m, unter *Alnus*-Rinde, 8. VII. 1985 leg. DASHDAMIROV, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, Ordubad Distr., Nasirvaz, 2500 m, unter *Salix*-Rinde, 21. VII. 1984 leg. DASHDAMIROV, 10 Expl. (IZB)/3 Expl. (SMNS 2124). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., Chaykend, 1000 m, unter *Juglans*-Rinde, 20. VIII. 1986 leg. DASHDAMIROV, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Khanlar Distr., See Gey-Giol, 1600 m, unter *Carpinus*-Rinde, 22. VIII. 1986 leg. DASHDAMIROV, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Zakatali Staatsreservat, Matsekh, 700 m, *Fagus orientalis*-Streu, 28. VI. 1986 leg. ALIEV, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Mardakert Distr., Getavan, Terter-Tal, 1000 m, 11. VI. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Chilisa, 7 km N Kelbadjar, 1450–1500 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald unter Rinde, 31. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 11 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 2196). – Azerbaidzhan, Nabran, 30 km NW Khachmas, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald unter Rinde, 21.–22. IV. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 1 Expl. (IZB). – Georgien, N Kvareli, 700–750 m, *Fagus-Carpinus-Quercus*-Wald unter Rinde, 4.V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Pass Magalakhari zwischen Akhmeta und Tianeti, 1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald unter Rinde, 6. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 1 Expl. (ZMM).

Offensichtlich der häufigste Vertreter der Chernetidae im Kaukasus. Die Art lebt hinter Rinden der verschiedensten Bäume – von Stadtbiotopen bis hin zu ursprünglichen Wäldern. Der euryöke Charakter wird unterstrichen durch große Vertikalerstrekkung vom Kaspischen Meer bis in 2500 m Höhe. Vom Fundort Avash (Karte Abb. 79) ist auch *Chernes horvathi* nachgewiesen (Kap. 2.37), allerdings nicht hinter Baumrinden, sondern am Boden unter Steinen.

2.37. *Chernes horvathi* Daday 1889 (Abb. 77–79)

Material: Azerbaidzhan, Yardymly Distr., Avash, 1500 m, unter Steinen, 9. VII. 1985 leg. DASHDAMIROV, 3 Expl. (IZB).

Die vorliegende Serie (1 ♂, 2 T) besitzt schlankere Pedipalpen (insbesondere Tibia, Abb. 77) als *Chernes hahni*, und ist deshalb wohl nicht konspezifisch damit. Das einzige vorliegende erwachsene Tier paßt relativ gut auf die Wiederbeschreibung von *horvathi* Daday 1889 bei BEIER (1961), weshalb wir die Serie hierher stellen. Das vorliegende ♂ besitzt auch nur 6 Hinterrandborsten auf dem Endtergit, was als wichtiger Unterschied gegenüber *hahni* (8 Hinterrandborsten) angegeben wird. Locus typicus von *horvathi* ist Kussary (Azerbaidzhan).

Wegen ähnlicher Pedipalpen-Proportionen gehört hierher vielleicht *similis* (Beier 1932) aus Osteuropa; MAHNERT (1978) transferierte diese Art zu Recht von *Toxochernes* zu *Chernes*.

Am gleichen Fundort bei Avash ist auch *Chernes hahni* hinter *Alnus*-Rinde gesammelt worden (Kap. 2.36), beide Arten kommen also zumindest sympatrisch vor.

2.38. *Chernes cimicoides* (Fabricius 1793) (Abb. 79)

Neues Synonym: ssp. *caucasicus* Kobakhidze 1965.

Material: Georgien, Algeti Staatsreservat, W Manglisi, 1400–1450 m, *Fagus-Picea-Acer*-Wald unter Rinde, 16.–18. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 2 Expl. (ZMM). – Armenien, W Shamshadyn, zwischen Idjevan und Berd, 1500–1600 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald unter Rinde, 26.–27. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 3 Expl. (IZB). – Armenien, Dilizhan

Staatsreservat, Meshaken, 6 km S Salakh, 1700 m, lichter *Quercus*-Wald unter Rinde, 30. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 4 Expl.(ZMM)/2 Expl. (SMNS 2183).

Diese ersten vorliegenden Serien aus dem Kaukasus unterschieden sich nicht signifikant von mitteleuropäischen Populationen. Die von KOBAKHIDZE (1965) angegebenen Maße bei der Beschreibung der ssp. *caucasicus* (3 Fundorte) liegen vollständig in der Variationsbreite dieser Art, weshalb wir diese Subspezies als Synonym der Nominatform betrachten.

2.39. *Megachernes pavlovskyi* Redikorzev 1949 (Abb. 62, 79)

Neues Synonym: *caucasicus* Krumpal 1986.

Material: Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Gadrut Distr., Azykh, Höhle Azykhskaya, 800 m, im Guano von Fledermäusen (*Rhinolophus mehelyi, Myotis bluthi, Miniopterus scheibersii*), 9. VIII. 1986 leg. DASHDAMIROV, 225 Expl. (IZB)/10 Expl. (SMNS 2121). – Krasnodar Prov., Sochi, Khosta, *Taxus-Buxus*-Wald mit *Fagus*, 15. V. 1985 leg. GOLOVATCH, 2 Expl. (ZMM).

KRUMPAL (1986) trennt seine Art *caucasicus* hauptsächlich anhand folgender Merkmale ab: Pedipalpen-Femur plumper, geringere Zahl der Tergitborsten. Einer von uns (S. D.) hatte das Glück, am locus typicus von *caucasicus* (siehe obiges Materialkapitel) eine größere Serie dieser Tiere zu fangen und sie außerdem mit Typenmaterial von *pavlovskyi* (Zoologisches Museum Leningrad) aus Mittelasien zu vergleichen. Danach ergibt sich, daß die von KRUMPAL angegebenen Unterschiede nicht arttrennend sind, weshalb *caucasicus* Krumpal 1986 ein Synonym von *pavlovskyi* Redikorzev 1949 ist. Die Unterschiede in den Pedipalpenproportionen sind nicht signifikant (*caucasicus*: Femur 2.66–2.98x, *pavlovskyi*: Femur 2.5–3.0x). REDIKORZEV (1949) hat fälschlicherweise für jedes Halbtergit 12 Setae im Text angegeben, in der Abbildung jedoch richtig nur höchstens 6. Möglicherweise hat KRUMPAL diesen Fehler nicht bemerkt.

Megachernes pavlovskyi ist in Mittelasien weiter verbreitet (REDIKORZEV 1949, SCHAWALLER 1986), fraglich auch in Afghanistan (BEIER 1959 nach Jungtieren). Die Art wird fast nur im Guano von Fledermäusen und Vögeln gefunden, wahrscheinlich lassen sie sich phoretisch von diesen Tieren transportieren zum Zwecke der Arealausbreitung. Der obige Freilandfund aus der Umgebung von Sochi/Khosta läßt sich vielleicht auf Pseudoskorpione zurückführen, die während des Transportes den Wirt aktiv oder passiv verlassen haben.

2.40. *Dendrochernes cyrneus* (L. Koch 1873) (Abb. 79)

Material: Azerbaidzhan, Nagorny Karabakh, Askeran Distr., 6 km WNW Dashbulag, Badara, 850–900 m, *Quercus-Carpinus*-Wald, 2. V. 1983 leg. GOLOVATCH, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 5 km N Kutkashen, 1150–1200 m, *Fagus-Carpinus*-Wald in Mulm, 2. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, 12 km E Ismailly, Tal des Girdyman-Chay, 850–880 m, *Fagus-Quercus-Carpinus-Acer*-Wald unter Rinde, 1. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 2 Expl. (IZB). – Armenien, Idjevan Distr., Tsakhavan, 850–900 m, *Quercus-Acer-Carpinus*-Wald in Baumloch, 25. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Saguramo Staatsreservat, NE Mtskheta, Zedazeni, 1100–1200 m, *Fagus-Carpinus-Acer*-Wald, 20. V. 1987 leg. GOLOVATCH & ESKOV, 5 Expl. (ZMM).

Das Vorkommen dieser in der Paläarktis weit verbreitetenArt im Kaukasus ist nicht verwunderlich, der östlichste Fund in Asien gelang erst kürzlich in Nepal (SCHAWALLER 1987).

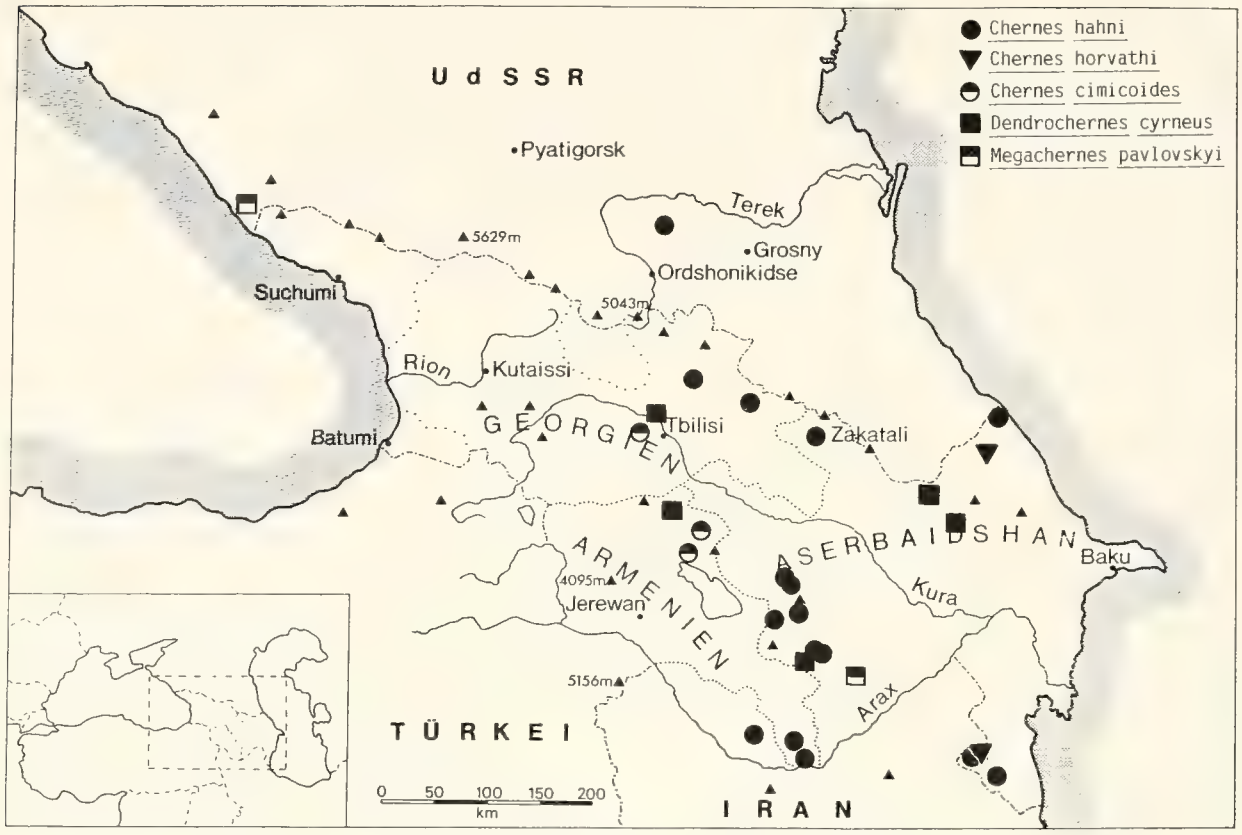


Abb. 79. Fundorte einiger Chernetidae im Kaukasus.

2.41. Chernetidae spec.

Material: Azerbaidzhan, Talysh Berge, Masally Distr., Istisu, 1. VI. 1984 leg. Kulagina, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Shafag, 1800 m, unter *Alnus*-Rinde, 7. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Saatly Distr., Djafarkhan, 22. X. 1984 leg. Aliev & Kulagina, 1 Expl. (IZB). – Armenien, Khosrov Staatsreservat, 1700–1900 m, 12. V. 1984 leg. Januschev, 1 Expl. (ZMM). – Georgien, Kasris-Tskali, E Tsitelis-Tskaro, bei Vashlovan Staatsreservat, Salzboden, 7. V. 1983 leg. Januschev, 1 Expl. (ZMM). – Nord Osetia, Tsey, unter Farn, 16. VI. 1976 leg. Rybin, 1 Expl. (ZMM).

Bis auf eine Ausnahme handelt es sich hier um Jungtiere, die artlich nicht zugeordnet werden konnten. Der Fund in Azerbaidzhan (Djafarkhan) ist ein sehr kleines ♀, dessen Artzugehörigkeit wir ebenfalls nicht ermitteln konnten – vielleicht handelt es sich um ein aberant kleines Stück von *Chernes horvathi* (Kap. 2.37.).

2.42. *Withius piger* (Simon 1878) (Abb. 80–81)

Material: Azerbaidzhan, Baku, Institut für Zoologie, Rattenkäfig, 7. VII. 1987 leg. Dubovtchenko, 3 Expl. (IZB).

Nach der Bestimmungstabelle der Gattung in Heurtault (1971) gelangt man mit diesen Tieren zu *piger* Simon 1878 (= *subruber* Simon 1878), dafür sprechen die relativen und absoluten Maße der Pedipalpen und die interne Stellung des Tasthaares *it*. Der taxonomische Status von *Withius lohmanderi* Kobakhidze 1965 (locus typicus: Krasnodar Prov., Sochi) und *W. persicus* (Redikorzev 1934) (locus typicus: Iran, Kerman) ist unklar, wahrscheinlich handelt es sich um Synonyme, entweder von *piger* (Simon 1878) oder von *hispanus* (L. Koch 1873).

Withius piger ist sehr weit verbreitet und mit Getreide anthropogen verschleppt, auch der neue Fund in einem Vivarium spricht für eine solche Verschleppung. Neu für die Fauna der USSR!

Abb. 80. Fundorte einiger Cheliferidae im Kaukasus.

2.43. *Hysterochelifer meridianus* (L. Koch 1873) (Abb. 80, 82–84)

Material: Georgien, Kasris-Tskali, E Tsitelis-Tskaro, nahe Vashlovan Reservat, Salzsumpf, 7. V. 1983 leg. Januschev, 1 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Fizuli Distr., Kadjar, 400 m, unter *Juglans*-Rinde, 11. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 5 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Fizuli Distr., Goga, 500 m, unter *Juglans*-Rinde, 9. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, Tal des Dyubendy-Chay, 1000 m, unter *Salix*-Rinde, 14. VII. 1984 leg. Dashdamirov, 35 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2125). – Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, NW Ordubad, unter *Platanus*-Rinde, 13. VII. 1984 leg. Dashdamirov, 9 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Ordubad Distr., Tal des Dyubendy-Chay, unter *Salix*-Rinde, 15. VII. 1984 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Ordubad Distr., Bilav, Tal des Paraga-Chay, unter *Salix*-Rinde, 17. VII. 1984 leg. Dashdamirov, 4 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Khachmas Distr., Ergyudj , unter *Platanus*-Rinde, 13. VIII. 1984 leg. Dashdamirov, 7 Expl. (IZB)/2 Expl. (SMNS 2126). – Azerbaidzhan, Agdash Distr., Turianchay Staatsreservat, 200 m, unter *Salix*-Rinde, 24. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB).

Die Pedipalpen-Proportionen sind sehr variabel (Abb. 82–84). Zwischen diesen Tieren und einer größeren Serie dieser Art von Korfu (leg. Schawaller & Scheuern, SMNS 510) können wir keine signifikanten Unterschiede feststellen. Der Pedipalpen-Femur ist etwa 4x so lang wie breit und liegt daher noch im Variationsspektrum. *H. cyprius* Beier 1929 aus Zypern, der Türkei und Israel besitzt nach der Beschreibung unter anderem schlankere Pedipalpen, der Femur ist mindestens 5x länger als breit; in dessen nähere Verwandtschaft gehört wahrscheinlich *allocancroides* Redikorzev 1949 aus Turkmenien (Schawaller 1986) und *tauricus* Beier 1963 aus dem Taurus. *H. meridianus* wurde schon im Kaukasus und weiter östlich in Uzbekistan nachgewiesen (Redikorzev 1949).

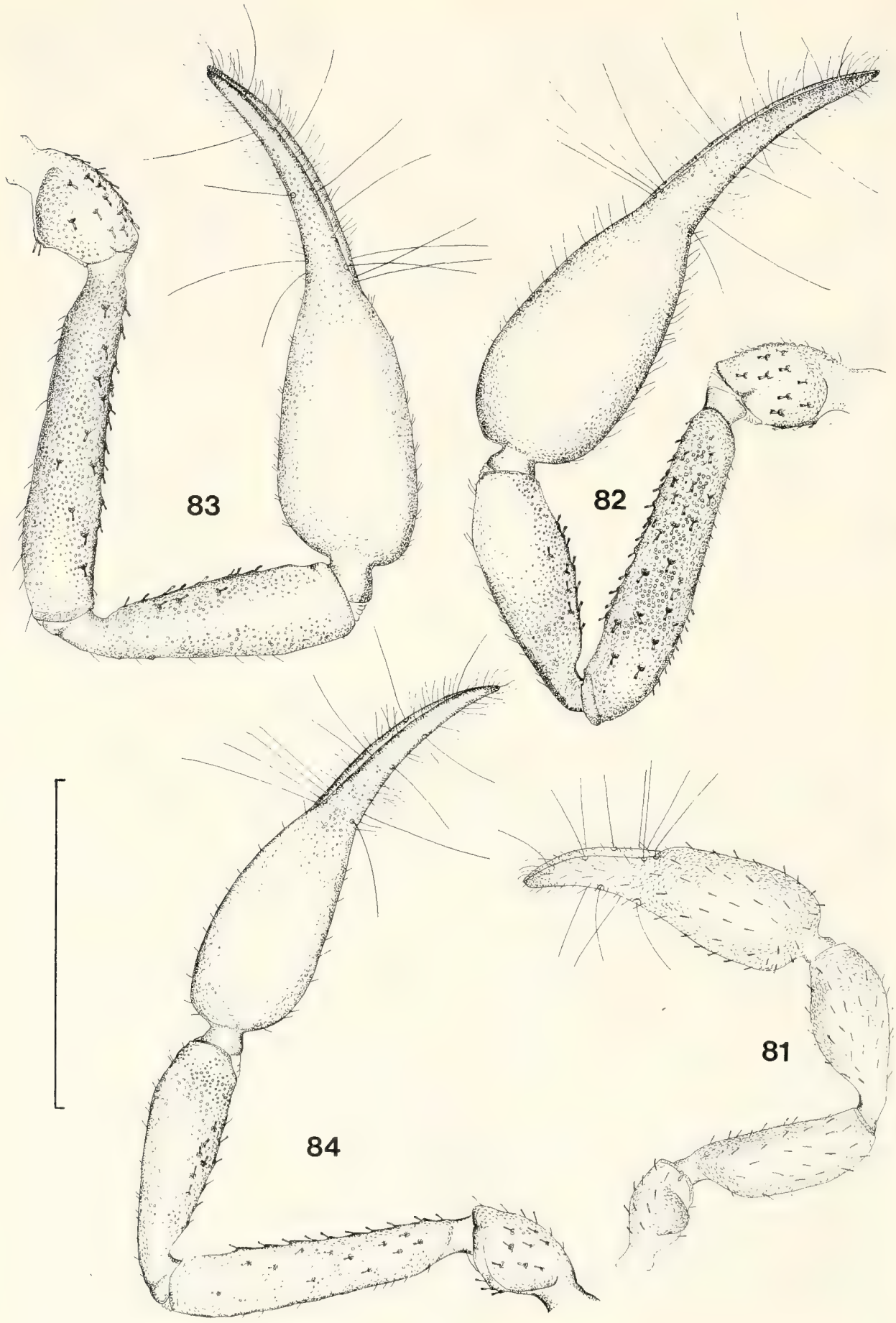


Abb. 81–84. *Withius piger* von Baku, IZB (81) und *Hysterochelifer meridianus* von Kadjar, ♂, IZB (82), von Dyubeny-Chay, ♂, IZB (83) und von Ergyudj, ♂, IZB (84). – 81–84. Pedipalpus. – Maßstrich: 1 mm.

2.44. *Dactylochelifer gruberi* Beier 1969 (Abb. 85–88, 92)

Material: Armenien, Ararat Distr., Khosrov Reservat, 1450–1550 m, *Juniperus-Quercus*-Streu am Fluß, 19.–20. IV. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM)/2 Expl. (SMNS 1587). – Armenien, Megri Distr., 6 km N Shvanidzor, 1200–1300 m, lichter *Quercus*-Wald, 24. IV. 1983 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM). – Armenien, 4 km NNW Megri, Legvaz, 1000 m, *Juglans-Quercus*-Gebüsch mit *Paliurus* und *Rosa*, 24.–25. IV. 1983 leg. Golovatch, 5 Expl. (ZMM)/3 Expl. (SMNS 1589). – Armenien, Megri Distr., oberhalb Kuris, 1500 m, *Quercus-Acer*-Wald an Quelle, 26. IV. 1983 leg. Golovatch, 8 Expl. (ZMM). – Armenien, Kafan Distr., Shikahoh Reservat, Nerkin And, 600 m, alter *Platanus*-Bestand am Fluß, 30. IV. 1983 leg. Golovatch, 4 Expl. (ZMM). – Armenien, Sevan-See, Shorza, 1900 m, 30. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, S Bichenek Pass, Shakhbuz, 1900 m, *Quercus*-Wald, 22. IV. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1585). – Azerbaidzhan, Talysh Berge, Yardymly Distr., Avash, 2000 m, *Quercus-Carpinus-Fagus*-Wald, 6. VII. 1985 leg. Dashdamirov, 1 Expl. (IZB). – Gleicher Ort, 1500 m, 7. VII. 1985 leg. Dashdamirov 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Chilisa, 7 km N Kelbadjar, 1450–1500 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 31. V. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (IZB).

Aus Georgien liegt bereits ein kaukasischer Nachweis vor (Schawaller 1983 a). Am Fundort Legvaz/Armenien kommt sympatrisch und/oder syntop auch *Dactylochelifer latreillei* (Kap. 2.46.) vor. Der artspezifische ♂ Vordertarsus (Abb. 85) ist ähnlich gebaut wie bei *gracilis* Beier 1951 (Abb. in Beier 1951) aus dem Iran und wie bei *D. brachialis* Beier 1952 (Abb. in Beier 1959) aus Afghanistan. Möglicherweise fallen die geringfügigen Unterschiede alle in die Variationsbreite einer einzigen Art.

2.45. *Dactylochelifer kussariensis* (Daday 1889) (Abb. 91–92)

Material: Azerbaidzhan, Nakhichevan ASSR, Ordubad Distr., 4 km S Bilav, 1200 m, alter lichter *Salix-Paliurus*-Wald am Fluß, 23. IV. 1983 leg. Golovatch, 7 Expl. (ZMM)/4 Expl. (SMNS 1586).

Aus Kussary am Kaspischen Meer (NW Kuba) beschrieben und von Beier (1951) aus dem Iranischen Azerbaidzhan gemeldet. Der ♂ Vordertarsus dieser neuen Serie (Abb. 91) stimmt relativ gut mit der Abbildung in Beier (1951) überein.

2.46. *Dactylochelifer latreillei* (Leach 1817) (Abb. 89–90, 92)

Material: Armenien, Idjevan, Laubholz-Gebüsch, 16. IV. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM). – Armenien, 4 km NNW Megri, Legvaz, 1000 m, *Juglans-Quercus*-Gebüsch mit *Paliurus* und *Rosa*, 24.–25. IV. 1983 leg. Golovatch, 2 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1588). – Armenien, Kafan Distr., Megri Gebirgskette, Kadjaran, N Tashtun Pass, 2000 m, *Quercus*-Wald, 27. IV. 1983 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM)/1 Expl. (SMNS 1590). – Georgien, NE Poti, Chaladidi, *Alnus-Quercus-Fraxinus*-Wald auf Sumpf, 13. IV. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Checheno-Ingushetia, Itum-Kale, 200 m, unter *Alnus*-Rinde, 29. VI. 1987 leg. Drapolyuk, 1 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Gaftoni, unter Rinde, 8. V. 1984 leg. Aliev, 2 Expl. (IZB). – Azerbaidzhan, Lenkoran Distr., Azfilial, 6. X. 1984 leg. Aliev, 6 Expl. (IZB)/1 Expl. (SMNS 2127). – Azerbaidzhan, Nabran, 30 km NW Khachmas, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 21.–22. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 1 Expl. (IZB).

2.47. *Dactylochelifer* spec. (♀ + juv.)

Material: Azerbaidzhan, Divichi Distr., Kala-Alty, 20 km W Siazan, 600 m, *Quercus-Carpinus-Acer*-Wald, 12. VI. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (ZMM). – Azerbaidzhan, E Divichi am Ufer des Kaspischen Meeres, – 10 bis 0 m, *Juncus-Artemisia-Salsola* auf Sanddünen, 18. + 21. IV. 1987 leg. Golovatch & Eskov, 2 Expl. (IZB). – Dagestan, Buynaksk

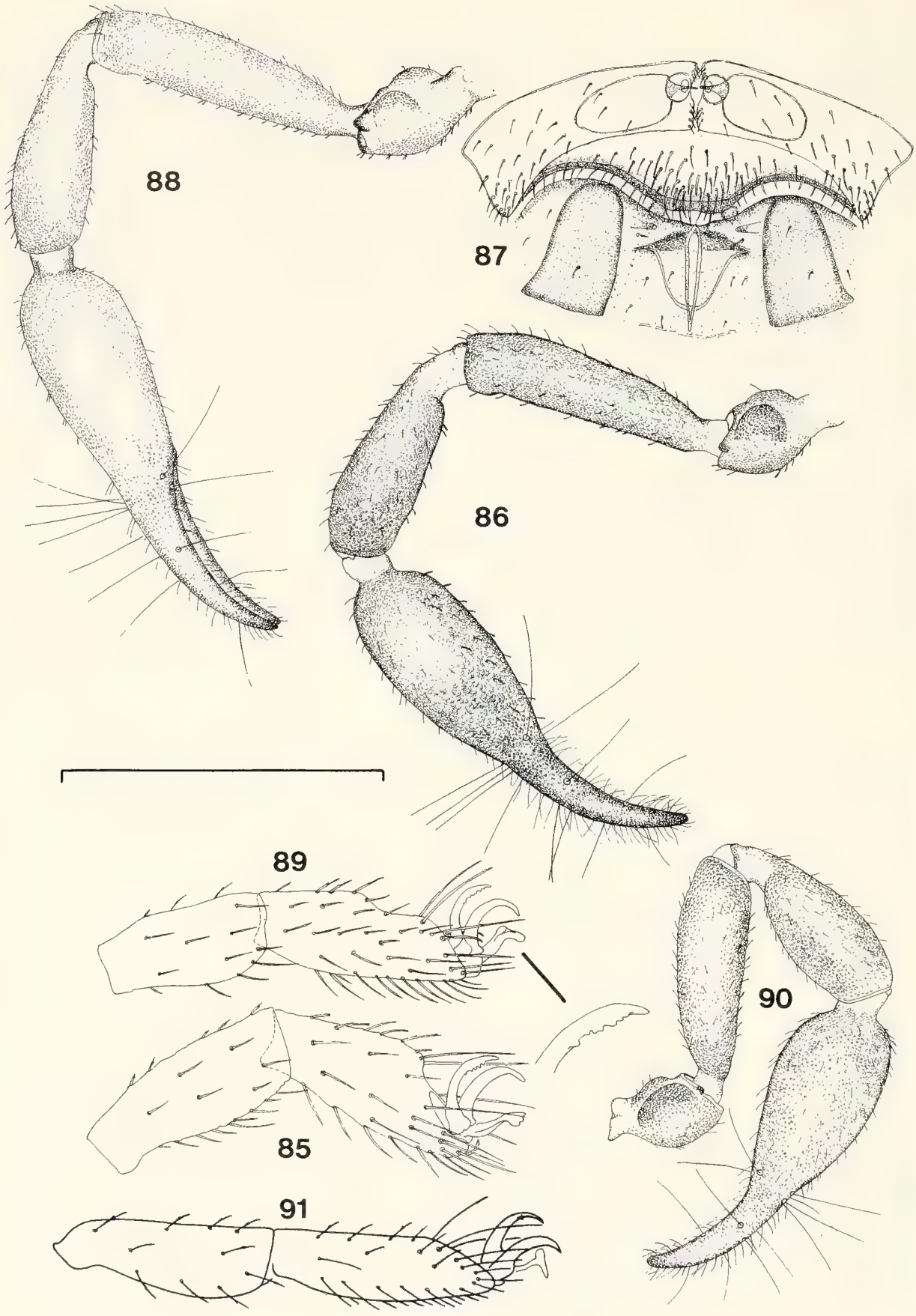


Abb. 85–91. *Dactylochelifer gruberi* von Avash, IZB (85–88), *Dactylochelifer latreillei* von Gaftoni, IZB (89–90) und *Dactylochelifer kussariensis* von Bilav, SMNS 1586 (91). – 85, 89, 91. Vordertarsus des ♂ mit vergrößert gezeichneter Klaue; – 86, 88, 90. Pedipalpus; – 87. Coxa IV und Genitalregion des ♂. – Maßstrich: 1 mm (86, 88, 90), 0.48 mm (85, 87, 89, 91).

Abb. 92. Fundorte der *Dactylochelifer*-Arten im Kaukasus. Berücksichtigt sind nur die Nachweise, die auch ♂ enthalten.

Distr., Ullubiy-Aul, *Quercus*-Gebüsch, 3. X. 1983 leg. Golovatch, 1 Expl. (ZMM). – Karbadino-Balkaria, Baxan Tal zwischen Elbrus und Tyrnyauz, 1500–1550 m, *Betula-Pinus-Juniperus*-Wald, 19. VII. 1986 leg. Golovatch, 3 Expl. (ZMM). – N Osetia, Tseyskiy Berge, 3–4 km E Tsey, 2550 m, Wiese an der Waldgrenze, 15. VIII.–13. IX. 1985 leg. Alexeev, 1 Expl. (ZMM).

2.48. *Beierochelifer* spec. ♀ (Abb. 59, 80)

Material: Azerbaidzhan, Nagorny Kharabakh, S Shusha, Dashalty, 1000 m, unter *Morus*-Rinde, 16. VIII. 1986 leg. Dashdamirov, 2 Expl. (IZB).

Die Subterminalborste am Tarsus ist nicht gezähnt, weshalb wir diese Einzelstücke zu *Beierochelifer* Mahnert 1977 stellen. Die Artzugehörigkeit bleibt jedoch noch unklar, dazu wären ♂♂ nötig mit artcharakteristischem Bau des Vordertarsus. Die Pedipalpen-Proportionen dieser Tiere (Abb. 59) (Femur: 0.95/0.34 mm, Tibia: 0.79/0.37, Hand mit Stiel: 1.01/0.51, Fingerlänge: 0.62 mm) ähneln denen der griechischen Art *peloponnesiacus* (Beier 1929).

2.49. *Cheliferidae* spec.

Material: Azerbaidzhan, Kyurdamir Distr., Kerrar, 15. IX. 1979 leg. Rasulova, 1 Expl. (IZB).

Es handelt sich um ein Jungtier, welches keiner Gattung und Art zugeordnet werden konnte.

3. Literatur

BEIER, M. (1951): Ergebnisse der österreichischen Iran-Expedition 1949/50. Pseudoscorpione und Mantiden. – Annln naturhist. Mus. Wien, **58**: 96–102; Wien.

– (1959): Zur Kenntnis der Pseudoscorpioniden-Fauna Afghanistans. – Zool. Jahrb. Syst., **87**: 257–282; Jena.

– (1961): Über Kaukasische Pseudoskorpione. – Annln naturhist. Mus. Wien, **64**: 146–153; Wien.

– (1963): Pseudoskorpione aus Anatolien. – Annln naturhist. Mus. Wien, **66**: 267–277; Wien.

– (1969): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Pseudoskorpione Anatoliens. – Annln naturhist. Mus. Wien, **73**: 189–198; Wien.

– (1971): Pseudoscorpione aus dem Iran. – Annln naturhist. Mus. Wien, **75**: 357–366; Wien.

CALLAINI, G. (1984): Osservazioni su alcune specie di *Chthonius* del sottogenere *Ephippiochthonius* Beier (Arachnida, Pseudoscorpionida, Chthoniidae). – Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova, **85**: 125–159; Genova.

ĆURČIĆ, B. P. M. (1984): The genus *Neobisium* Chamberlin, 1930 (Neobisiidae, Pseudoscorpiones, Arachnida): On new species from the USSR and the taxonomy of its subgenera. – Bull. Mus. Hist. nat. Belgrad, (B) **39**: 123–153; Belgrad.

DASHDAMIROV, S. (1988): A new pseudoscorpion species of the genus *Acanthocreagris* (Pseudoscorpiones, Neobisiidae). – Zool. Zhurn.; Moskau.

HEURTAULT, J. (1971): Pseudoscorpions de la région du Tibesti (Sahara meridional). IV. Cheliferidae. – Bull. Mus. Hist. nat., (2) **42**: 685–707; Paris.

KOBAKHIDZE, D. (1963): *Toxochernes panzeri caucasicus* Kobakhidze, new subspecies from Caucasus. – Soobshch. Akad. Nauk gruz. SSR, **30**: 645–649; Tbilisi.

– (1965): A new subspecies of falsescorpion, *Chernes cimicoides caucasicus* Khobakhidze ssp. n. from Caucasus. – Soobshch. Akad. Nauk gruz. SSR, **37**: 441–443; Tbilisi.

KRUMPAL, M. (1983): *Neobisium (N.) vilcekii* sp. n., ein neuer Pseudoscorpion aus der UdSSR (Neobisiidae, Pseudoscorpiones). – Biologia, **38**: 607–612; Bratislava.

– (1986): Pseudoscorpione (Arachnida) aus Höhlen der UdSSR. – Biologia, **41**: 163–172; Bratislava.

LECLERC, P. (1983): *Neochthonius chamberlini*, espèce nouvelle du sud de la France (Arachnides, Pseudoscorpions). – Rev. arachnol., **5**: 45–53; Paris.

MAHNERT, V. (1974): Einige Pseudoskorpione aus Israel. – Rev. suisse Zool., **81**: 377–386; Genève.

– (1976): Zur Kenntnis der Gattungen „*Acanthocreagris*" und „*Roncocreagris*" (Arachnida, Pseudoscorpiones, Neobisiidae). – Rev. suisse Zool., **83**: 193–214; Genève.

– (1978): Die Pseudoskorpiongattung *Toxochernes* Beier, 1932. – Symp. zool. Soc. London, **42**: 309–315; London.

MUCHMORE, W. B. (1968): Redescription of the type species of the pseudoscorpion genus *Kewochthonius* Chamberlin. – Ent. News, **79**: 71–76; Philadelphia.

– (1969): The pseudoscorpion genus *Neochthonius* Chamberlin (Arachnida, Chelonethida, Chthoniidae) with description of a cavernicolous species. – Amer. Midland Natural., **81**: 387–394; Notre Dame.

REDIKORZEV, V. (1930): Contribution à l'étude de la faune des pseudoscorpions du Caucase. – Bull. Mus. Géorgie, **6**: 97–106; Tiflis.

– (1935): *Apocheiridium rossicum* sp. n. – C. R. Acad. Sci. USSR, **1**: 184–186; Leningrad.

– (1949): Pseudoscorpionidea of Central Asia. – Trav. Inst. zool. Leningrad, **8**: 638–668; Leningrad.

SCHAWALLER, W. (1983 a): Pseudoskorpione aus dem Kaukasus (Arachnida). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **362**: 1–24; Stuttgart.

– (1983 b): Pseudoskorpione aus dem Norden des Iran (Arachnida: Pseudoscorpionidea). – Senckenbergiana biol., **63**: 367–371; Frankfurt.

– (1986): Pseudoskorpione aus der Sowjetunion, Teil 2 (Arachnida: Pseudoscorpiones). – Stuttgarter Beitr. Naturk., (A) **396**: 1–15; Stuttgart.

– (1987): Neue Pseudoskorpion-Funde aus dem Nepal-Himalaya II (Arachnida: Pseudoscorpiones). – Senckenbergiana biol., **68**: 199–221; Frankfurt.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Wolfgang Schawaller, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1 und
Selvin Dashdamirov, Institut für Zoologie, Akademie der Wissenschaften (Zweig Azerbaidzhan), USSR-370602 Baku.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 416	22 S.	Stuttgart, 1. 9. 1988

A Revision of the Palaearctic Sarcophagidae (Diptera) described by C. Rondani

By Thomas Pape, Copenhagen

SMITHSONIAN JAN 1 2 1989 LIBRARIES

With 1 figure

Summary

The Diptera collection of Camillo Rondani in Florence is presented, and all Palaearctic species of Sarcophagidae described by Rondani are revised with lectotype designations where necessary. An addendum treats all names within the Sarcophagidae which erroneously have been ascribed to Rondani, or which are attributed by later authors to specimens in Rondani's collection. A synopsis listing all species-group names is provided.

Zusammenfassung

Die Dipteren-Sammlung von Camillo Rondani in Florenz wird revidiert und alle paläarktischen Arten der Sarcophagidae, beschrieben von Rondani, werden mit Lektotyp-Designationen versehen, wo es notwendig ist. Eine Ergänzung behandelt alle Namen von Sarcophagidae, die fehlerhaft Rondani zugeschrieben wurden, oder die spätere Verfasser Individuen in Rondani's Sammlung angeheftet haben. In einer Liste werden alle Artnamen angegeben.

Contents

1. The Diptera collection of C. Rondani 2
2. Introduction to the Catalogue 3
3. Abbreviations for depositories 4
4. Acknowledgements 4
5. Catalogue 4
6. Addendum 16
7. Synopsis 18
8. References 20

1. The Diptera collection of C. Rondani

Camillo Rondani (1808–1879) lived most of his life in his native town, Parma, Italy, only interrupted by a period of study in Paris, France, and repeated stays in Guardasone, Italy, caused by the Italian-Austrian war (Papavero 1973). Although concerned with several aspects of applied and systematic entomology, Rondani's principal research was on the Diptera, where he showed a "rare talent for the discrimination of species" (Meade 1879: 139), and "an excellent eye for affinities" (Osten-Sacken 1904: 145). Rondani did some descriptive work on Diptera material from various museums (Horn & Kahle 1936, Papavero 1973, Conci 1975), but most of his species concepts were based on specimens in his private collection.

After Rondani's death in 1879, his collection was offered for sale (Meade 1879), and on 30 November 1880 it was purchased by the Royal Ministry of Public Instruction in Florence for 4000 Italian lire (plus 219 lire for transport and packing), which was quite a sum at the time. The Rondani collection was deposited in Museo Zoologico "La Specola", where the old ledger in which the purchase was entered still is preserved. This ledger lists, amongst much other insect material from the Rondani collection, 83 drawers of Diptera. This number is higher than the number of drawers which has been possible to locate, even if the seven drawers A–G, which were presented to the museum 16 years before Rondani's death (see below), are included, and some drawers obviously seem to have been lost.

The Rondani collection of Diptera in Museo Zoologico "La Specola" in Florence consists at present of 79 of Rondani's original drawers, which are kept in large metal cabinets. All drawers are labelled "Collezione Rondani", and they fall into two groups. Seven drawers are labelled from A to G, and all but the last four specimens herein are labelled with a rhomboid label with two numbers: The number 393 (on all labels) and a number representing the number of the species; e. g. the first species (and specimen) has the label "393/1" and the two specimens of the 480th species both bear the label "393/480". A total of 480 species are labelled in this way, each species being represented by either one or two specimens, but an additional four specimens, all from North America and labelled by their respective collectors, are later additions. Drawer G contains a list of the 480 species in Rondani's handwriting, signed by Rondani in Parma on 15 October 1863. The seven drawers A–G were mailed from Parma to Florence in three parts during 1863 (19 February, 26 April, 15 October).

The remaining part of Rondani's collection consists of 72 drawers; these are labelled in succession from 1–66, leaving the last six drawers unnumbered. Each specimen is labelled with an oval tag with a printed number, one number for each species, and only a few specimens have a locality label, a collecting date, or other information. Males and females are kept separately, and the name of each species is given on a handwritten name-label just below the series of specimens.

While the last 72 drawers obviously represent the majority of Rondani's private Diptera collection, and as such contain the syntypic series on which he based his species concepts, the status of the seven drawers lettered A–G is open to discussion. The arrangement with one or two specimens of each species, and the detailed list of identifications suggest a sort of reference collection with representatives of the most common Italian species. In accordance with this, all 480 species (in Rondani's sense) seem to be represented in the last 72 drawers as well.

As other taxonomists of the time, Rondani did not employ a strict type concept, and extractions, additions and rearrangements may have taken place in his original

material. For this reason, it is impossible to tell whether the specimens in the A–G collection were collected for the particular purpose of a reference collection, or just picked from RONDANI's original collection. From a taxonomist's point of view, however, this is important, as in the latter case the specimens represent a source of potential lectotypes. For the present revision, I have acted pragmatically, and in all instances where a lectotype agreeing with the current interpretation of the species could be selected from the original collection, I have disregarded the A–G collection. In a single instance, however, no syntypes in the original collection agreed with the present concept, but by choosing a lectotype from the A–G collection, this concept could be fixed (see under *Sarcophaga noverca* below). BÖTTCHER (1913 a), who studied the *Sarcophaga* specimens of the RONDANI collection in situ, has not mentioned the A–G collection and he seems to have neglected it altogether. Other revisors, e. g. HENNIG (1961), HERTING (1969, 1975), SOÓS (1982, 1983) and NORRBOM & KIM (1986) likewise seem to have concentrated on the last 72 drawers.

2. Introduction to the Catalogue

The Sarcophagidae described by RONDANI have not previously been subject to a comprehensive revision. BÖTTCHER (1913 a) made an attempt to fix the identity for all species of *Sarcophaga* sensu lato in RONDANI's collection, but he did not strictly follow the rules of priority nor the rules of authorship. Moreover, he did not designate any lectotypes, and when a presumed syntypic series consisted of more than one species, he felt entitled to let the name sink into oblivion: "der Name *matertera* kann aus der Nomenklatur verschwinden" (p. 178), or "Der Name [*S. socrus*] kann daher ruhig beseitigt werden" (p. 181). BÖTTCHER stressed the immense importance of checking the aedeagus whenever a certain identification should be made within *Sarcophaga* sensu lato, but in a few instances he acted contrary to this, either by relying on external characters (e. g. in *S. noverca*), or for fear of damaging the single specimen (*S. minima*).

VENTURI (1947, 1957 a, b, 1960) concentrated on the Sarcophagidae exclusive of *Sarcophaga* and established a few new synonyms, but still with no fixation through lectotype designations. Only recently have the first lectotype designations of Sarcophagidae described by RONDANI been made by PAPE (1985, 1986 a).

The large majority of Sarcophagidae described by RONDANI are Palaearctic, but he did describe a few others: Nine Neotropical, two Afrotropical and one Oriental species. The types of these species are not preserved in his original collection (CONCI 1975), and as some are described from the female sex only, I have excluded his "exotic" species from the present revision.

In the present paper all species-group names of Palaearctic Sarcophagidae described by RONDANI are revised, and lectotypes are designated when necessary. A few syntypes may have been deposited in various other institutions in Italy (CONCI 1975), but I have not attempted to recover these, if any. For completeness, all species-group names attributed to specimens in RONDANI's collection – or erroneously regarded as original, valid names given by RONDANI – have been included in an addendum.

I have labelled all type specimens according to their status as either holo-, lecto- or paralectotype, and every specimen has been given a label stating its current identity. For primary types, all other labels are transcribed in verbatim quotation, without regard to divisons, and separated by semicolons. Secondary types are discussed under the entry "additional material", and I have regarded the whole series of specimens standing at RONDANI's original name labels in his original collection as syntypes if they do not

deviate markedly from the original description. In the case of *Sarcophaga* spp., which are easily sexed due to the distinctly protruding male terminalia, females have been included in the syntypic series only when explicitly mentioned in the original description, and they have not been selected as lectotypes as RONDANI's species concepts within *Sarcophaga* obviously were based primarily on the male sex. The type-locality is given according to the original description and sometimes supplied with information from RONDANI's later papers, e.g. his "Specierum Italicarum" (1868b). The great majority of specimens were caught in the vicinity of Parma, but only when Parma is explicitly mentioned is this given as type-locality. When the type-locality is given as a region or more diffusely as a geographic subdivision, this is given in verbatim quotation from the original description. The collector is assumed to be RONDANI if no other indication is made by a label or in the original description.

Species-group names are arranged alphabetically according to specific epithet, with unavailable names in square brackets.

The generic concepts applied in the present revision are broader than those used by VERVES (1986) in the catalogue of Palaearctic Sarcophagidae, especially within the tribe Sarcophagini, where the large number of genus-group names may be awkward to handle by anyone but the specialist. A number of authors have raised objections to the narrow generic concepts, mainly because of the marked external similarity within the tribe and the difficulties of presenting monophyletic genera (HARDY 1956; BROWN & SHIPP 1978; SUGIYAMA & KANO 1984; DOWNES 1955, 1986; CANTRELL 1986). I have followed the broad concept of *Sarcophaga* sensu lato, as presented by SÉGUY (1941), but in order to facilitate comparisons with the Palaearctic catalogue, I have reduced the genera used therein to subgeneric rank, and the names are entered in brackets following the name of the genera.

3. Abbreviations of depositories

The depository of a number of the mentioned specimens, which are not deposited with the RONDANI collection in Florence, have been indicated by the following abbreviations:

HDE: Hope Department of Entomology, Oxford;
NMW: Naturhistorisches Museum, Wien;
BMNH: British Museum (Natural History), London;
ZMUC: Zoological Museum, University of Copenhagen.

4. Acknowledgements

I wish to express my most cordial thanks to SARAH MASCHERINI (Florence), for arranging several loans and for hospitality and help in facilitating my access to the RONDANI collection during a stay at the Museo Zoologico "La Specola".

I am grateful to ADRIAN C. PONT (London) and RUTH CONTRERAS-LICHTENBERG (Vienna) for opportunity of studying material from their institutions; to STIG ANDERSEN and VERNER MICHELSEN (Copenhagen) for important information on previous revisers of RONDANI types; and to MARY E. PETERSEN and URSULA FRIIS (Copenhagen) for linguistic corrections.

Travel expenses were supported by the AXEL HEMMINGSEN Foundation.

5. Catalogue

adolescens Rondani, 1859:204 (*Brachicoma*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 695.

Identity. *Brachicoma devia* (Fallén, 1820), as correctly stated by STEIN (1888:215) and later tentatively listed in BEZZI & STEIN (1907:502). RONDANI (1859) himself was in doubt whether *adolescens* really was a distinct species, and it was excluded from his "Specierum Italicarum" (1868b), probably by synonymization with *B. devia.*

Additional material. 1 ♂ 4 ♀♀, labelled by me as paralectotypes; all = *B. devia.*

adolescens Rondani, 1860:388 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 1026. bis; *S. rostrata* Pandellé, BÖTTCHER.

Identity. A species of *Sarcophaga* Meigen (*Pierretia* Robineau-Desvoidy). *S. adolescens* Rondani, 1860 is a junior synonym of *Sarcophaga* (*Pierretia*) *socrus* Rondani, 1860, **nov. syn.** BÖTTCHER (1913a) examined all material of *S. adolescens,* but without designating any lectotype, and as the syntypic series contained several species, he chose to ignore the name altogether.

Additional material. BÖTTCHER (1913a) lists three additional specimens (2 ♂♂ 1 ♀) under the name *S. adolescens*, which he identified as *S. fertoni* Villeneuve, 1911; *S. spinosa* Villeneuve, 1911; and *Blaesoxipha ungulata* (Pandellé, 1896), the latter erroneously listed as a male on p. 186, correctly sexed as a female on p. 187. As RONDANI's original description of *S. adolescens* includes males only, I prefer to consider the female of *B. ungulata* a later addition, and only the two males have been labelled by me as paralectotypes. I have identified the latter specimens as *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *graeca* (Rohdendorf, 1937) and *S.* (*Pseudothyrsocnema*) *spinosa* Villeneuve, 1911.

agnata Rondani, 1860:385 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "Etruria", PICCHIOLI leg. The lectotype is in good condition, has been dissected by me and has the terminalia mounted on a piece of cardboard pinned with the specimen.

Labels: 997.

Identity. *Sarcophaga* (*Helicophagella*) *agnata* Rondani, 1860.

Note. The page of the original description is 385, not 383 as given in VERVES (1986:137).

Additional material. 2 ♂♂, labelled by me as paralectotypes; both = *S. agnata.*

albifrons Rondani, 1859:225 (*Sphixapata*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 721.

Identity. *Senotainia albifrons* (Rondani, 1859).

Note. The type-location is erroneously given as Vienna by TOWNSEND (1938), probably caused by a confusion with the type-designation of *Sphixapata* Rondani (= *Senotainia* Macquart) by BRAUER & BERGENSTAMM (1889).

Additional material. 4 ♂♂ 2 ♀♀, = *S. albifrons*; 1 ♂, = *Amobia signata* (Meigen, 1824); all labelled by me as paralectotypes.

alpestris Rondani, 1865:218 (*Macronychia*). Holotype ♂, Italy: "In Alpibus Insubriae". The holotype is in good condition.

Labels. 732.

Identity. A species of *Macronychia* Rondani. *M. alpestris* Rondani, 1865, rev. spec., is a valid senior synonym of *Macronychia dumosa* (Pandellé, 1895), **nov. syn.**

Note. *Macronychia alpestris* is listed as a species incerta sedis close to *Brachicoma* Rondani in VERVES (1982:248) and as a doubtful species of *Macronychia* in VERVES (1986:60).

amita Rondani, 1860:391 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 1034; = *amita* Pand. *nepos* Rond. p. p. det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarcophaga* (*Discachaeta*) *amita* Rondani, 1860.

Note. The page of the original description is 391, not 291 as given in VERVES (1986:145).

Additional material. 2 ♂♂, labelled by me as paralectotypes; both = *S. amita*.

ancilla Rondani, 1865:226 (*Sarcophaga*). Holotype ♂, Italy: Parma. The holotype is in fair condition, with tarsus of right mid and hind leg, and all of left hind leg missing; terminalia dissected and mounted (? in Canada balsam) by MIHÁLYI (1979a).

Labels. 1029; Lectotype *Sarcophaga ancilla* Rond; *Heteronychia ancilla* Rond, det. F. MIHÁLYI.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *ancilla* Rondani, 1865.

Note. The specimen has to be the holotype, not a lectotype as labelled by MIHÁLYI, as RONDANI (1865) explicitly mentions a single male.

consanguinea Rondani, 1860:392 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et meridionali". The lectotype ist slightly mouldy and with the right fore leg missing; it is otherwise in good condition.

Labels. 1043; *S. consanguinea* Rond, non = eod nom. Pand. propingua *S. schnabli* Villen.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *consanguinea* Rondani, 1860.

Additional material. 5 ♂♂, 1 ♀, the latter pinned with one of the males, have been labelled by me as paralectotypes; all = *S. consanguinea*. Four additional females: 1 ♀ = *Sarcophaga* (*Bercaea*) *cruentata* Meigen, 1826; 2 ♀♀ = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) sp.; and 1 ♀ = *Blaesoxipha agrestis* (Robineau-Desvoidy, 1863) do not confirm to the original description and are regarded as later additions.

cognata Rondani, 1860:385 (*Sarcophaga*). Holotype ♂, Malta, SCHEMBRI leg. The holotype is very mouldy and the labellum is damaged.

Labels. 1005; *S. carnaria* sec. Type Meig. det. BÖTTCHER . . . [not interpreted].

Identity. A species of *Sarcophaga* Meigen sensu stricto. *S. cognata* Rondani, 1860 is a junior synonym of *Sarcophaga lasiostyla* Macquart, 1843, **nov. syn.**, as used by PAPE (1987).

Additional material. 1 ♀ = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) sp., is standing with the type, but as the original description pertains to the male only, this is not a syntype.

consobrina Rondani, 1860:391 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia boreali", BELLARD leg. The lectotype is in good condition, but with the right mid tarsus and right hind tibia + tarsus missing.

Labels. 1035; *S. haemorrhoidalis* Meig. ♂ sec. Typ. det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarcophaga* (*Bercaea*) *cruentata* Meigen, 1826, as correctly listed in VERVES (1986:160).

Note. The page of the original description is 391, not 291 as given in VERVES (1986:160).

Additional material. 1 ♂, labelled by me as paralectotype, = *Sarcophaga* (*Discachaeta*) *arcipes* Pandellé, 1896.

contarinii Rondani, 1859:219 (*Miltogramma*). Holotype ♀, Italy: "Venetiis", CONTARINI leg. The holotype lacks the left third antennomere + arista but is otherwise in good condition.

Labels. [Red circular tag]; 715; *Miltogramma fasciata* Mg.

Identity. *Miltogramma contarinii* Rondani, 1859.

cyprica Rondani, 1859:221 (*Apodacra*). Holotype ♂, Cyprus, BELLARDI leg. The holotype lacks tarsomeres 4–5 of the left fore leg but is otherwise in good condition; it was apparently missexed by RONDANI.

Labels. Cipro; 709.

Identity. A species of *Apodacra* Macquart [placed in the genus *Xerophilomyia* Rohdendorf by VERVES (1986)]. *A. cyprica* Rondani, 1859 is a valid senior synonym of *A. bembicisequax* Pandellé, 1895, as stated by VENTURI (1957b:157), and probably of *A. plumipes* Villeneuve, 1933 as well. The latter differs from *A. cyprica* only in the colour of the fore tarsi and in the number of flattened bristles on mid tibia as given in SÉGUY (1941). Both characters seem to be liable to infraspecific variation, and I prefer to treat *A. plumipes* as a synonym of *A. cyprica*. The specialized setosity of the male fore tarsus of *A. cyprica* is illustrated in Fig. 1.

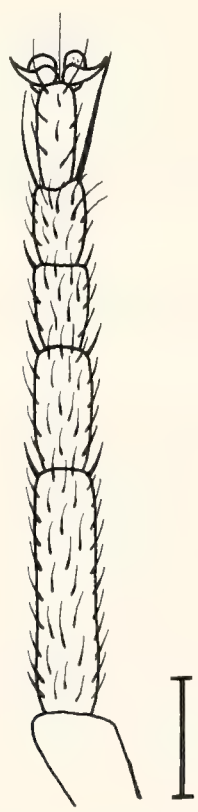


Fig. 1. *Apodacra cyprica* Rondani. Right fore tarsus of holotype, dorsal view. – Scale: 0,2 mm.

There has been much confusion about the name *cyprica* Rondani, due to the early misidentification of PANDELLÉ (1895). VENTURI (1957b), who examined the original type of *A. cyprica*, clarified this misidentification and proposed the name *A. rondaniella* for the species described as *A. cyprica* by PANDELLÉ. *Apodacra rondaniella* is, however, a junior synonym of *A. dispar* Villeneuve, 1916, **nov. syn.** ZUMPT (1961) revised the Afrotropical Miltogrammatinae, but this synonymy escaped his attention as he compared the holotype of *A. dispar* (the only specimen of *Apodacra* seen by ZUMPT) with the description of *A. cyprica* auctt. given in ROHDENDORF (1939), which erroneously gives the colour of the palpi as black. The genus *Apodacra* ist badly in need of a thorough revision.

Material of *A. dispar* examined: Holotype ♀, South Africa: Algoa Bay, 9. II. 1896, BRAUNS leg. (NMW); numerous ♂♂♀♀ from Europe and Afrotropical Region (BMNH, ZMUC).

filia Rondani, 1860:385 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et boreali". The lectotype is in good condition, with the terminalia mounted on a cardboard pinned with the specimen.

Labels. 1006; = *S. filia* sec. Typ Pand. det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *filia* Rondani, 1860.

Note. The page of the original description is 385, not 386 as given in BEZZI & STEIN (1907:480) or 366 as given in VERVES (1986:154).

Additional material. 1 ♂ = *Sarcophaga* (*Helicophagella*) *noverca* Rondani, 1860; 1 ♂ = *Sarcophaga* (*Sarcotachinella*) *sinuata* Meigen, 1826; and 3 ♀♀ = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) sp. All specimens are labelled by me as paralectotypes.

fuliginaria Rondani, 1862:134 (*Megerlea*). Italy. No types have been located in the RONDANI collection, and the original material may be mixed with RONDANI's material of either *caminaria* Meigen, *maura* Fabricius or *halterata* Panzer, which all are conspecific. RONDANI (1862) was obviously in doubt whether his use of wing-venation characters really supported specific separations, but when he later (1868b) listed these three "species" from Italy, but not *fuliginaria*, he did not mention which name he considered as a senior synonym of the latter.

Identity. *Nyctia halterata* (Panzer, 1798), as correctly listed in BEZZI & STEIN (1907:499), who list *fuliginaria* as a synonym of *Megerlea caminaria* (Meigen, 1826) (= *N. halterata*).

furnaria Rondani, 1862:134 (*Megerlea*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy. The lectotype is mouldy, but intact and in fair condition.

Labels. 1056.

Identity. *Nyctia halterata* (Panzer, 1798), as correctly listed by BEZZI & STEIN (1907:499).

Additional material. 1 ♀, labelled by me as paralectotype, = *N. halterata*.

impunctata Rondani, 1868a:49 (*Sarcophila*). Holotype ♀, Italy: Parma. The holotype lacks tarsomeres 4–5 of left fore tarsus, has distal half of left wing and right fore and mid leg glued to a cardboard pinned with the specimen. It is otherwise in good condition.

Labels. 1047.

Identity. A species of *Blaesoxipha* Loew. *B. impunctata* (Rondani, 1868), rev. spec., is a junior synonym of *B. pygmaea* (Zetterstedt, 1845), **nov. syn.**

infantula Rondani, 1860:390 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in somewhat bad condition, without its head, and with left fore leg and both mid legs missing.

Labels. 1030; = *dissimilis* Meig. det. Böttcher. Tipo di Parigi.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *dissimilis* Meigen, 1826, as correctly stated by Böttcher (1912:346).

Note. The page of the original description is 390, not 388 as given in Bezzi & Stein (1907:484) and Verves (1986:152).

Additional material. 1 ♂ 3 ♀♀; the male, identified by Böttcher (1913a) as "höchst wahrscheinlich Pandellé's *offuscata* (Schiner p. p.)", is labelled by me as paralectotype, = *Sarcophaga dissimilis*. The females are not syntypes as the original description was of the male sex only.

italica Rondani, 1859:213 (*Hilarella*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype lacks both mid legs but is otherwise in good condition.

Labels. 708.

Identity. *Hilarella stictica* (Meigen, 1830), as correctly listed in Bezzi & Stein (1907:514).

Additional material. 1 ♂, labelled by me as paralectotype, = *H. stictica.*

Note. Both types are somewhat intermediate between *H. stictica* and *H. hilarella* (Zetterstedt, 1844) by having paired median abdominal spots as in the former, and three proclinate orbital bristles as in the latter. As the abdominal pattern seems to be constant while the number of proclinate orbitals is open to some variation, I have identified both types as *H. stictica*, following the nomenclature of Pape (1986b).

iuvenis Rondani, 1860:388 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in bad condition; only fragments remain of the head, which is entangled in the right fore leg; the left fore leg is missing, and the abdomen is partly shrivelled.

Labels. 1021; = *filia* Pand. Rond. p. p.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *filia* Rondani, 1860, as correctly listed in Verves (1986:154).

Note. The correct spelling is *iuvenis*, and *juvenis* should be treated as an incorrect subsequent spelling. The page of the original description is 388, not 338 as given in Verves (1986:154).

Additional material. 2 ♂♂, both labelled by me as paralectotypes; one = *S. filia*, the other, which lacks the abdomen, is left unidentified.

lineolata Rondani, 1859:225 (*Sphixapata*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 728.

Identity. *Senotainia tricuspis* (Meigen, 1838), as correctly listed in Bezzi & Stein (1907:517). Verves (1986:103), however, lists *lineolata* as a synonym of *Phrosinella nasuta* (Meigen, 1824).

Additional material. 3 ♀♀, labelled by me as paralectotypes, = *S. tricuspis*.

loewii Rondani, 1859:206 (*Mesomelena*). Unnecessary new name for *Metopia mesomelaena* Loew, 1848, as correctly listed in Verves (1986:95).

Rondani (1859) obviously wanted to use the specific epithet (*mesomelaena*) at the generic level, an act which, in his opinion, would necessitate the creation of a new species-group name for the species concerned. However, he spelled the name *Mesomelena* (p. 206, 239), and his later (1865:216) use of the spelling *Mesomelaena* [as has been used by all subsequent authors except Townsend (1938)] ist not a justified emendation. *Mesomelena* is the original (and correct) spelling, and *Mesomelaena* is an incorrect subsequent spelling (cf. ICZN article 32b, c).

As *loewii* is a new name for *mesomelaena*, the type-specimens of *loewii* are the specimens of *Metopia mesomelaena* from Hungary described by Loew (1848), and Townsend (1938:121) is in error when he gives the holotype of *loewii* as "from Italy, in Florence".

Note. The correct spelling is *loewii*, not *loewi* as given in Verves (1986:95).

maculosa Rondani, 1859:227 (*Sphixapata*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 722.

Identity. *Amobia signata* (Meigen, 1824), as stated by Venturi (1960:120).

Additional material. 1 ♂ 3 ♀♀, labelled by me as paralectotypes; all = *A. signata*.

matertera Rondani, 1860:387 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et boreali". The lectotype ist slightly mouldy and with the left mid tarsus and right hind leg missing. I have dissected the terminalia and mounted them on a piece of cardboard pinned with the specimen.

Labels. 1010; = *scoparia* ♂ Pand. det. Böttcher.

Identity. *Sarcophaga* (*Robineauella*) *caerulescens* Zetterstedt, 1838, as correctly listed in Čepelák & Slamečkova (1986:276), who list *S. matertera* as a synonym of *Robineauella scoparia* (Pandellé, 1896), which is identical with *S. caerulescens*.

Additional material. 2 ♂♂, labelled by me as paralectotypes, = *S. caerulescens* and *S.* (*Helicophagella*) *noverca* Rondani, 1860, respectively.

metopiella Rondani, 1859:205 (*Brachicoma*). Holotype ♀, Italy: Parma, VII. The holotype lacks the left fore leg and right antenna, but is otherwise in good condition.

Labels. [Not interpreted]; 696.

Identity. *Phrosinella nasuta* (Meigen, 1824), as correctly stated by Venturi (1947:126).

Note. Rohdendorf & Verves (1979) and Verves (1982, 1986) treat *metopiella* Rondani as a distinct species of *Brachicoma* Rondani. I have not, however, been able to solve this problem, as a revision of all species of *Brachicoma* from the Holarctic region is beyond the scope of the present paper.

minima Rondani, 1862:113 (*Sarcophaga*). Holotype ♂, Italy: Parma. The holotype is in fair condition, with left mid and hind leg missing and the abdomen mounted on a

cardboard pinned with the specimen. I have dissected the terminalia, which are stored in glycerine in a microvial pinned with the specimen.

Labels. 1019.

Identity. A species of *Sarcophaga* Meigen (*Heteronychia* Brauer & Bergenstamm), as correctly stated by VERVES (1986:157). *S. minima* Rondani, 1862 is a valid name for *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *fertoni* sensu Rohdendorf (1937).

Note. No locality is given in the original description, but RONDANI (1868b) gives Parma as locality for *S. minima*.

multipunctata Rondani, 1859:211 (*Heteropterina*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition but with labellum and left mid and hind leg missing.

Labels. 707.

Identity. *Taxigramma multipunctatum* (Rondani, 1859).

Note. *T. multipunctatum* is a valid senior synonym of *T. bisetum* (Villeneuve, 1915), **nov. syn.** When ZUMPT (1961) prepared his revision of Afrotropical Miltogrammatinae, he noted that *T. bisetum* keyed out to *T. multipunctatum* in ROHDENDORF's (1935) key to the Palaearctic species, but the only non-Afrotropical specimen of *Taxigramma* in his possession was a single male of *T. heteroneurum* (Meigen, 1830), misidentified as *T. multipunctatum* by OLDENBURG (as judged from ZUMPT's description of the cerci).

Additional material. 3 ♀♀, labelled by me as paralectotypes, = *T. multipunctatum*.

Material examined. Holotype ♂ of *T. bisetum*, Madagascar: Sikora (no date, no collector), labelled "*Heteropterina biseta* Dr. VILLENEUVE det. *biseta* Typ. ♂ Villen."(NMW); paratype ♀, locality and depository as for holotype; numerous ♂♂ ♀♀ from Palaearctic and Afrotropical regions (BMNH, ZMUC).

VERVES (1986) includes *multipunctatum* in the genus *Paragusia* Schiner. I prefer, however, to treat the latter as a synonym of *Taxigramma*, corroborated by the apomorphic wing venation [see PAPE (1987) for a generic definition].

Some confusion has existed on the gender of *Taxigramma*, and different authors have treated the genus as either feminine (DOWNES 1965, DEAR 1980, VERVES 1986) or neuter (SÉGUY 1941; VENTURI 1960; PAPE 1986b, 1987). However, the code explicitly mentions that "names ending in *-gramma* . . . are neuter" (ICZN, 30a), and the species-group names should be treated accordingly.

nepos Rondani, 1860:390 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 1033; = *cruentata* Pand. sec. Typ det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarophaga* (*Heteronychia*) *vagans* Meigen, 1826, as stated by PANDELLÉ (1896:181), who lists *nepos* as a synonym of his *cruenta*[*ta*] Meigen (= *S. vagans*).

Note. The page of the original description is 390, not 290 as given in VERVES (1986:150).

Additional material. 1 ♂, labelled by me as paralectotype, = *Sarcophaga* (*Discachaeta*) *amita* Rondani, 1860.

noverca Rondani, 1860:386 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et boreali" (in drawer C). The lectotype is in bad condition, with fore right femur and all the left side of thorax eaten by dermestids. The left fore

leg and tarsus of the left mid leg are missing. The terminalia have been dissected by me and mounted on a piece of cardboard pinned with the specimen.

Labels. 393/367.

Identity. *Sarcophaga* (*Helicophagella*) *noverca* Rondani, 1860.

Additional material. 5 ♂♂ in the original collection: 1 ♂ = *Sarcophaga* (*Helicophagella*) *hirticrus* Pandellé, 1896, and 4 ♂♂ = *S.* (*H.*) *cepelaki* (Lehrer, 1975), all labelled by me as paralectotypes.

Note. None of the five males standing under *noverca* in Rondani's original collection (species No. 1009) is in agreement with the present concept of this species (Rohdendorf 1937, Mihályi 1979b, Verves 1986, Pape 1987), and to avoid both a change in identity of the well known *noverca* Rondani, and the creation of a new name for what would be *noverca* auctt., I have chosen to select a male from drawer C, standing at the label "*noverca*", as lectotype.

I have followed the concept of Lehrer (1975, 1976) and accept *Sarcophaga* (*Helicophagella*) *cepelaki* as a distinct species, although it has been put into synonymy with *S. novercoides* Böttcher, 1913 by Mihályi (1979b:119).

nurus Rondani, 1860:392 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In tota Italia". The lectotype is in good condition, mounted with a conspecific female.

Labels. 1038; *S. haemorrhoidalis* ♂ ♀ Meig. det. Böttcher.

Identity. *Sarcophaga* (*Bercaea*) *cruentata* Meigen, 1826. This synonymy was, in fact, already accepted by Rondani (1860), who referred to Meigen's redescription of *Musca haemorrhoidalis* Fallén, 1817 [= *Ravinia pernix* (Harris, 1780)], which was based on misidentified specimens of *Sarcophaga* (*Bercaea*) *cruentata* [see Pape (1986b) for a discussion of the identity of *haemorrhoidalis* Fallén].

Note. The page of the original description is 392, not 329 as given in Verves (1986:160).

Böttcher (1913a) mentions three pairs of *S. cruentata* pinned in copula, but I have only been able to find two.

Additional material. The following male specimens, all standing under *S. nurus*, have been labelled by me as paralectotypes: 5 ♂♂, one mounted with a conspecific female, = *S. cruentata*; 2 ♂♂ = *Sarcophaga* (*Parasarcophaga*) *argyrostoma* (Robineau-Desvoidy, 1830); 1 ♂ = *Sarcophaga* (*Parasarcophaga*) *tibialis* Macquart, 1850.

pelopei Rondani, 1859:228 (*Sphixapata*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition, mounted with a conspecific female.

Labels. 719.

Identity. *Amobia pelopei* (Rondani, 1859).

Additional material. 2 ♂♂ 3 ♀♀, one of the females pinned with the male lectotype, all labelled by me as paralectotypes, = *A. pelopei*.

penicillaris Rondani, 1865:216 (*Sphixapata*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 727.

Identity. *Pterella penicillaris* (Rondani, 1865).

Additional material. 2 ♂♂ 3 ♀♀, labelled by me as paralectotypes, = *P. penicillaris*.

picciolii Rondani, 1859:229 (*Sphixapata*). Holotype ♀, Italy: "Florentia", Picchioli leg. The holotype is in good condition.

Labels. 724.

Identity. *Oebalia cylindrica* (Fallén, 1810), as correctly listed in Verves (1986:99).

Note. The holotype was missexed as a male by Venturi (1960:120).

piligena Rondani, 1865:217 (*Sphixapata*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. 720.

Identity. A species of *Senotainia* Macquart. *S. piligena* (Rondani, 1865) is a junior synonym of *S. albifrons* (Rondani, 1859), **nov. syn.**

Additional material., 4 ♂♂ 3 ♀♀, one pair mounted on the same pin, labelled by me as paralectotypes. All = *S. albifrons*.

pilimana Rondani, 1859:218 (*Miltogramma*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is mouldy but intact.

Labels. 714.

Identity. *Miltogramma taeniatum* Meigen, 1824, as correctly listed in Bezzi & Stein (1907:507).

Additional material. 2 ♂♂ 4 ♀♀, labelled by me as paralectotypes. All = *M. taeniatum*.

pilitarsis Rondani, 1859:218 (*Miltogramma*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition.

Labels. [Red circular tag]; 713.

Identity. *Miltogramma testaceifrons* (Roser, 1840), as correctly stated by Stein (1924:216).

Note. The correct spelling is *pilitarsis*, not *pilitarse* as given in Bezzi & Stein (1907:507) and subsequent authors.

Additional material. 3 ♀♀ = *M. testaceifrons*, 1 ♀ = *M. taeniatum* Meigen, 1824; all labelled by me as paralectotypes.

privigna Rondani, 1860:387 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In tota Italia". The lectotype is in good condition.

Labels. 1011; *S. albiceps* ♂ Meig. det. Böttcher.

Identity. *Sarcophaga* (*Parasarcophaga*) *albiceps* Meigen, 1826, as correctly listed in Verves (1986:170).

Additional material. 2 ♂♂ = *S. albiceps* and 1 ♂ = *S. tuberosa* Pandellé, 1896; all labelled by me as paralectotypes.

proxima Rondani, 1860:392 (*Sarcophaga*). Holotype ♂, Italy: "In Italia boreali perrara (Mussino)". The holotype is in fair condition but slightly mouldy and with the left mid and hind leg missing.

Labels. 1041; Spec. bona non *proxima* Pand. Böttcher.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *proxima* Rondani, 1860.

puerula Rondani, 1860:389 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et boreali". The lectotype lacks the left mid leg but is otherwise in good condition.

Labels. 1028; = *setinervis* ♂ Rond. det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *setinervis* Rondani, 1860, as correctly listed in VERVES (1986:148).

Note. The year of the original description is 1860, not 1862 as given in BEZZI & STEIN (1907:489) and VERVES (1986:148). RONDANI (1860) originally spelled the name as *parvula* in the description (p. 389), but as *puerula* in the key (p. 382), both being Latin words for a little child. In subsequent papers (RONDANI 1862:119, 1868b:598) only the latter spelling was used. BEZZI & STEIN (1907:489) treat *parvula* as a senior (preoccupied) synonym of *puerula*. BÖTTCHER (1913a:188), as the first reviser, used the spelling *puerula*, which thereby becomes the correct original spelling, and no problems of homonymy arise from the name *Sarcophaga parvula* Wiedemann, 1830 [= *Tricharaea occidua* (Fabricius, 1794].

Additional material. 2 ♂♂ 1 ♀, the latter mounted with one of the males, all = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *ancilla* Rondani, 1865: 1 ♂ = *S.* (*H.*) *setinervis* and 4 ♀♀ = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) sp. All specimens have been labelled by me as paralectotypes.

punctatella Rondani, 1868a: 40 (*Miltogramma*). Holotype ♀, Italy: Parma. The holotype is in fair condition, but with mid and hind legs missing and the abdomen glued to a piece of cardboard.

Labels. 718.

Identity. A species of *Senotainia* Macquart. *S. punctatella* (Rondani, 1868), **nov. comb.**, listed as a synonym of *Miltogramma punctatum* Meigen, 1824 in VERVES (1986:75), is a junior synonym of *Senotainia albifrons* (Rondani, 1859), **nov. syn.**

pygmea Rondani, 1859:227 (*Sphixapata*). Holotype ♂, Italy: Parma. The holotype lacks the right mid leg, right hind tarsomeres 4–5, and left hind tarsomeres 2–5, but is otherwise in good condition.

Labels. 723.

Identity. A species of *Senotainia* Macquart. *S. pygmea* (Rondani, 1859) is a junior synonym of *S. albifrons* (Rondani, 1859), **nov. syn.** BEZZI & STEIN (1907:516) listed *S. pygmea* as a junior synonym of *S. conica* (Fallén, 1810), whereas it was treated as a distinct species by VENTURI (1957a, 1960), CHARYKULIEV & MYARTSEVA (1964) and VERVES (1986).

Apart from the small body-size, I have not been able to find any difference from *S. albifrons*, which seems to vary greatly in size, and I do not find this character convincing evidence for maintaining a specific status for *S. pygmea*.

Note. RONDANI (1859) gave the spelling *pigmea* in the key (p. 223) and in the original description (p. 227), but *pygmea* in the index (p. 242) and in his "Specierum Italicarum" (1868b:586), while subsequent authors seem to have used the spelling *pygmaea* [CHARYKULIEV & MYARTSEVA (1964) even *pygmae*]. I herewith recommend that the spelling *pygmea* be considered the correct original spelling.

roserii Rondani, 1859:210 (*Metopia*). Lectotype ♂, designated by PAPE (1986a:3), Germany, ROSER leg. The lectotype lacks the right hind leg but is otherwise in good condition.

Labels. 704.

Identity. *Metopia roserii* Rondani, 1859, as discussed by PAPE (1986a).

Additional material. 1 ♂, labelled by me as paralectotype, = *M. roserii*.

setinervis Rondani, 1860:390 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition, but slightly mouldy and with the left mid leg missing.

Labels. 1027.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *setinervis* Rondani, 1860.

Additional material. 2 ♂♂ = *S. setinervis*, 1 ♀ = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) sp., all labelled by me as paralectotypes.

setipennis Rondani, 1860:389 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et boreali". The lectotype is in fair condition, but both antennae are missing and the terminalia have been dissected and mounted with the abdomen on a piece of cardboard pinned with the specimen.

Labels. 1026.

Identity. *Sarcophaga* (*Krameromyia*) *anaces* Walker, 1849, as stated by LOPES (1976: 639).

Additional material. 3 ♂♂ 4♀♀, labelled by me as paralectotypes, all = *S. anaces*.

socrus Rondani, 1860:387 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype lacks the right hind leg, it has a crack in the left eye, and the abdomen and the terminalia are mounted on a cardboard pinned with the specimen.

Labels. 1014.

Identity. A species of *Sarcophaga* Meigen (*Pierretia* Robineau-Desvoidy). *S. socrus* Rondani, 1860 is a valid senior synonym of *Sarcophaga* (*Pierretia*) *rostrata* Pandellé, 1896, **nov. syn.**

Note. BÖTTCHER (1913a) does not mention any male specimens of *Sarcophaga socrus* and may have overlooked these in the RONDANI collection although he obviously investigated the females. His tentative identification of one of the two females as *Sarcophaga nigriventris* Meigen, 1826 has been accepted as a synonymization by VERVES (1986:143), but as RONDANI's original description explicitly mentions the male sex (and not the female), and as the description of the hind tibiae clearly refers to male specimens, the females investigated by BÖTTCHER cannot be syntypes.

Additional material. 2 ♂♂, labelled by me as paralectotypes, = *S. socrus*.

soror Rondani, 1860:386 (*Sarcophaga*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: "In Italia media et boreali". The lectotype is slightly mouldy and lacks the mid left leg. The terminalia have been dissected by me and mounted on a piece of cardboard pinned with the specimen.

Labels. 1007; = *soror* s. Typ Pand. det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarcophaga* (*Pierretia*) *soror* Rondani, 1860.

Additional material. 5 ♂♂ 1 ♀, the latter pinned with one of the males, have been label-

led by me as paralectotypes; all = *S. soror*. 2 ♀♀ = *Sarcophaga* (*Pierretia*) sp., likewise labelled as paralectotypes.

staegerii Rondani, 1859:210 (*Metopia*). Lectotype ♂, designated by PAPE (1985:214), Denmark, STAEGER leg. The lectotype lacks the right fore leg and left mid and hind legs, but is otherwise in good condition.

Labels. 702; 2/6.

Identity. *Metopia staegerii* Rondani, 1859, as discussed by PAPE (1985).

Note. The correct spelling is *staegerii*, not *staegeri* as listed in VERVES (1986:97).

[***stizivora*** Rondani, 1859:209 (*Metopia*). Unavailable name, originally proposed in synonymy with *Metopia argentata* Macquart, 1850.]

sylvestris Rondani, 1865:218 (*Macronychia*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype lacks the right mid leg but is otherwise in good condition.

Labels. 731.

Identity. *Macronychia polyodon* (Meigen, 1824) as correctly listed in BEZZI & STEIN (1907:520).

Note. The correct original spelling is *sylvestris*, not *silvestris* as spelled by STEIN (1888:217) and subsequent authors.

Additional material. 1 ♂ = *M. polyodon*, labelled by me as a paralectotype.

zetterstedtii Rondani, 1856:70 (*Hilarella*). Unnecessary new name for *Miltogramma hilarella* Zetterstedt, 1844.

As in the case of *Mesomelena*, RONDANI raised the species epithet to generic rank, which, in his opinion, necessitated the creation of a new name for the species concerned. Therefore, *zetterstedtii* is not published in synonymy with *hilarella*, as listed by DEAR (1980:803); and as the type-material of a new name automatically is the same as the type-specimen(s) of the older taxon, for which the name is given, irrespective of the specimens actually studied at the time by the author of the new name, VERVES (1986:94) is in error when he gives the type-locality as Tyrol (Austria).

Note. The correct spelling is *zetterstedtii*, not *zetterstedti* as given in VERVES (1986:94).

6. Addendum

A number of species-group names have erroneously been ascribed to RONDANI, and others have been attributed by later authors to specimens in RONDANI's collection. These are discussed below.

[***translucida*** Costa, 1883:78 (*Brachicoma*). Nomen nudum.] Listed as "*Brachycoma translucida* Rond." in VENTURI (1960:118) and as "*Craticulina translucida* (Rondani in COSTA, 1883)" in VERVES 1986:71).

COSTA (1883:78) listed the species as "*Brachycoma translucida*, (Coll. Rond.)" and later (1884:45) as "*Brachycoma translucida*, A. Costa", but as no description is provided, the name should be treated as a nomen nudum.

Note. The correct page-citation is 78, not 53 as listed in VERVES (1986:71).

agrestis: Rondani, 1859:230 (*Macronychia*). Misidentification, not Fallén, 1810. Listed as originally described by RONDANI in VERVES (1986:59); however, as correctly noted by BEZZI & STEIN (1907:521), VILLENEUVE (1931:69) and VENTURI (1960:119), the "species" is a misidentification of specimens of *M. ungulans* (Pandellé, 1895), which is a junior synonym of *M. striginervis* (Zetterstedt, 1838).

arvorum: Rondani, 1860:381 (*Sarcophaga*) in part. Misidentification, not Meigen, 1826.

Listed as "*arvorum* Rond. (nec. Meig.)" in BEZZI & STEIN (1907:479), but as originally described by RONDANI (and junior primary homonym of *arvorum* (Meigen) in VERVES (1986:152). BÖTTCHER recommended that the species misidentified as *Sarcophaga arvorum* Meigen by RONDANI be treated under the name "*S. arvorum* Rond. Pand." (1913 a:185) or just "*arvorum* Rond." (1913 a:253). ROHDENDORF (1937:361) described *Pierretia* (*Heteronychia*) *rondaniana* as a nomen novum for *arvorum* Rondani, 1860, non Meigen, 1826. This is actually not a nomen novum, as there is no name to replace, but a species novum. ROHDENDORF clearly took his decription and figure from BÖTTCHER (1913 b), who in turn based the description on specimens in his own as well as in PANDELLÉ's and RONDANI's collections. I have not made an attemp to recover these specimens, which all would be syntypes, but I have chosen a lectotype from RONDANI's material of *S. arvorum* Meigen, which agrees with BÖTTCHER's (1913 b: fig. 64) drawing of the male terminalia as follows:

rondaniana Rohdendorf, 1937:361 (*Pierretia*). Lectotype ♂, herewith designated, Italy: Parma. The lectotype is in good condition, whith the terminalia dissected and mounted on a cardboard pinned with the specimen.

Labels. 1020; *S. arvorum* Pand. = *depressifrons* Zett. det. BÖTTCHER.

Identity. *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *rondaniana* (Rohdendorf, 1937).

Additional material. 2 ♂♂, standing under *S. arvorum* Meigen in RONDANI's collection (species No. 1020), have been labelled by me as paralectotypes; one = *Sarcophaga* (*Heteronychia*) *depressifrons* Zetterstedt, 1845, and the other = *S.* (*H.*) *bezziana* Böttcher, 1913.

[***hirundinis*** Böttcher, 1913 a:186 (*Sarcophaga*). Nomen nudum; originally attributed to RONDANI.]

infantilis Böttcher, 1913 a:181 (*Sarcophaga*). Holotype ♂, probably Italy. The holotype is in poor condition, it is glued to a piece of cardboard, and the left side of the head and left humeral callus are crushed. I have dissected the terminalia, which are stored in glycerine in a microvial pinned with the specimen.

Labels. 1016.

Identity. A species of *Sarcophaga* Meigen (*Heteronychia* Brauer & Bergenstamm). *S. infantilis* Böttcher, 1913, rev. spec. is a junior synonym of *S. bezziana* Böttcher, 1913, **nov. syn.**

Note. As correctly mentioned by BÖTTCHER (1913 a), the name has never been published by RONDANI, and as BÖTTCHER gives a clear (although short) diagnosis, the authorship goes to him.

juvenilis Brauer, 1899:513 (*Sarcophaga*). Syntypes 2 ♀♀ (HDE), probably Western Europe.

Labels. Type; BRAUER Wien. CVII (No. 144); *S. juvenilis* Ex. Coll. BIG.

Identity. Originally ascribed to RONDANI but explicitly given as different from *S. juvenis*, and as a few characters are provided to differentiate the taxa, the name takes date and authorship from BRAUER. Both syntypes are females and as I have been unable to make a certain identification, I have abstained from designating a lectotype.

penultima Böttcher, 1913a:182 (*Sarcophaga*), Holotype ♂, probably Italy. The holotype has lost the left fore and mid leg and the right hind leg. The head has been lost, although it obviously was present when examined by BÖTTCHER. A loose head found in the drawer fits BÖTTCHER's description perfectly and may belong to the present specimen. I have glued it to a piece of cardboard pinned with the specimen. The terminalia are dissected by me and stored in glycerine in a microvial pinned with the specimen.

Labels. 1018; *Sarcophaga* sp.? der *offuscata*-Gruppe ♂ det. BÖTTCHER.

Identity. A species of *Sarcophaga* Meigen (*Heteronychia* Brauer & Bergenstamm). *S. penultima* Böttcher, 1913, rev. spec. is a junior synonym of *S. ancilla* Rondani, 1865, **nov. syn.**

Note. BÖTTCHER (1913a) mentions 1 ♂ 1 ♀ standing under *Sarcophaga penultima* in RONDANI's collection. As correctly noted by BÖTTCHER, this name has never been published by RONDANI, and, therefore, the authorship goes to BÖTTCHER. I have chosen to consider the male as the holotype (not a lectotype), and it has been labelled accordingly. I do not regard the female as a syntype (which would be a paralectotype), as only the male is described, and BÖTTCHER (p. 182) mentions that this male could represent "eine selbständige Art der . . . *offuscata*-Gruppe", while the female is referred to a species different from the male, which he tentatively identified as *Sarcophaga dissimilis* (Meigen, 1826).

[***propinqua*** Böttcher, 1913a:192 (*Sarcophaga*). Nomen nudum; originally attributed to RONDANI.]

[***semifasciata*** Brauer, 1899:497 (*Miltogramma*). Nomen nudum; originally attributed to RONDANI.]

7. Synopsis

Amobia pelopei (Rondani, 1859) (*Sphixapata*)
Amobia signata (Meigen, 1824) (*Tachina*)
    maculosa Rondani, 1859 (*Sphixapata*)
Apodacra cyprica Rondani, 1859
    bembicisequax Pandellé, 1895
    plumipes Villeneuve, 1933
Apodacra dispar Villeneuve, 1916
    rondaniella Venturi, 1957; **nov. syn.**
Brachicoma devia (Fallén, 1820) (*Tachina*)
    adolescens Rondani, 1859
Blaesoxipha pygmaea (Zetterstedt, 1845) (*Sarcophaga*)
    impunctata Rondani, 1868 (*Sarcophila*); rev. spec. & **nov. syn.**
Hilarella hilarella (Zetterstedt, 1844) (*Miltogramma*)
    zetterstedtii Rondani, 1856; unnecessary new name for *hillarella* Zetterstedt, 1844
    zetterstedti; incorrect subsequent spelling of *zetterstedtii* Rondani, 1856

Hilarella stictica (Meigen, 1830) (*Miltogramma*)
italica Rondani, 1859 (*Hilarella*)
Macronychia alpestris Rondani, 1865; rev. spec.
dumosa Pandellé, 1895 (*Miltogramma*); **nov. syn.**
Macronychia polyodon (Meigen, 1824) (*Tachina*)
sylvestris Rondani, 1865
silvestris; incorrect subsequent spelling of *sylvestris* Rondani, 1865
Macronychia striginervis (Zetterstedt, 1838) (*Xysta*)
agrestis: Rondani, 1859 (*Macronychia*). Misidentification, not Fallén, 1810
Mesomelena mesomelaena (Loew, 1848) (*Metopia*)
loewii Rondani, 1859 (*Mesomelena*); unnecessary new name for *mesomelaena* Loew, 1848
loewi; incorrect subsequent spelling of *loewii* Rondani, 1859
Metopia roserii Rondani, 1859
Metopia staegerii Rondani, 1859
staegeri; incorrect subsequent spelling of *staegerii* Rondani, 1859
Miltogramma contarinii Rondani, 1859
Miltogramma taeniatum Meigen, 1824
pilimanum Rondani, 1859
Miltogramma testaceifrons (Roser, 1840) (*Xysta*)
pilitarsis Rondani, 1859
pilitarse; incorrect subsequent spelling of *pilitarsis* Rondani, 1859
Nyctia halterata (Panzer, 1798) (*Musca*)
fuliginaria Rondani, 1862 (*Megerlea*)
furnaria Rondani, 1862 (*Megerlea*)
Oebalia cylindrica (Fallén, 1810) (*Tachina*)
picciolii Rondani, 1859 (*Sphixapata*)
Phrosinella nasuta (Meigen, 1824) (*Tachina*)
metopiella (Rondani, 1859 (*Brachicoma*)
Pterella penicillaris (Rondani, 1865) (*Sphixapata*)
Sarcophaga (*Bercaea*) *cruentata* Meigen, 1826
consobrina Rondani, 1860
nurus Rondani, 1860
Sarcophaga (*Discachaeta*) *amita* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Helicophagella*) *agnata* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Helicophagella*) *noverca* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Heteronychia*) *ancilla* Rondani, 1865
penultima Böttcher, 1913; rev. spec. & **nov. syn.**
Sarcophaga (*Heteronychia*) *bezziana* Böttcher, 1913
infantilis Böttcher, 1913; rev. spec. & **nov. syn.**
Sarcophaga (*Heteronychia*) *consanguinea* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Heteronychia*) *dissimilis* Meigen, 1826
infantula Rondani, 1860
Sarcophaga (*Heteronychia*) *filia* Rondani, 1860
iuvenis Rondani, 1860
juvenis; incorrect subsequent spelling of *iuvenis* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Heteronychia*) *minima* Rondani, 1862
fertoni sensu Rohdendorf, 1937
Sarcophaga (*Heteronychia*) *proxima* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Heteronychia*) *rondaniana* (Rohdendorf, 1937) (*Pierretia*)
arvorum: Rondani, 1860 (in part). Misidentification, not Meigen, 1826
Sarcophaga (*Heteronychia*) *setinervis* Rondani, 1860
puerula Rondani, 1860
parvula Rondani, nec Wiedemann; incorrect original spelling of *puerula* Rondani, 1860
Sarcophaga (*Heteronychia*) *vagans* Meigen, 1826
nepos Rondani, 1860
Sarcophaga (*Krameromyia*) *anaces* Walker, 1849
setipennis Rondani, 1860
Sarcophaga (*Parasarcophaga*) *albiceps* Meigen, 1826
privigna Rondani, 1860

Sarcophaga (Pierretia) socrus Rondani, 1860
adolescens Rondani, 1860; **nov. syn.**
rostrata Pandellé, 1896; **nov. syn.**
Sarcophaga (Pierretia) soror Rondani, 1860
Sarcophaga (Robineauella) caerulescens Zetterstedt, 1838
matertera Rondani, 1860
Sarcophaga (s. str.) *lasiostyla* Macquart, 1843
cognata Rondani, 1860; **nov. syn.**
Sarcophaga juvenilis Brauer, 1899; Nomen dubium.
Senotainia albifrons (Rondani, 1859) (*Sphixapata*)
pygmea Rondani, 1859 (*Sphixapata*); **nov. syn.**
piligena Rondani, 1865 (*Sphixapata*); **nov. syn.**
punctatella Rondani, 1868 (*Miltogramma*); **nov. comb.** & **nov. syn.**
pigmea; incorrect original spelling of *pygmea* Rondani, 1859
pygmae; incorrect subsequent spelling of *pygmea* Rondani, 1859
pygmaea; incorrect subsequent spelling of *pygmea* Rondani, 1859
Taxigramma multipunctatum (Rondani, 1859) (*Heteropterina*)
bisetum Villeneuve, 1911 (*Heteropterina*); **nov. syn.**

Unavailable names

Brachicoma translucida Costa, 1883. Nomen nudum
Metopia stizivora Rondani, 1859; originally proposed in synonymy with *Metopia argentata* Macquart, 1850.
Miltogramma semifasciata Brauer, 1899. Nomen nudum.
Sarcophaga hirundinis Böttcher, 1913. Nomen nudum.
Sarcophaga propinqua Böttcher, 1913. Nomen nudum.

8. References

Bezzi, M. & P. Stein (1907): Cyclorrhapha Aschiza. Cyclorrhapha Schizophora: Schizometopa. – *In*: T. Becker, M. Bezzi, K. Kertész & P. Stein (eds): Katalog der paläarktischen Dipteren **3**: 1–828; Budapest.

Brauer, F. (1899): Beiträge zur Kenntnis der Muscaria Schizometopa. – Sber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1, **108**:495–529; Wien.

Brauer, F. & J. von Bergenstamm (1889): Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. 4. Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria Schizometopa (exclusive Anthomyidae). Pars 1. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Kl. math.-naturw. **56**: 69–180; Wien.

Brown, K. R. & E. Shipp (1978): Wing morphometric analysis of Australian Sarcophagidae (Diptera: Sarcophagidae). – Syst. ent. **3** (3): 179–188; London.

Böttcher, G. (1912) Zu Meigens und Pandellés *Sarcophaga*-Typen nebst Anmerkungen zu Kramers "Tachiniden der Oberlausitz". (Dipt.). – Dt. ent. Z. **1912** (3): 343–350; Berlin.

– (1913 a): Eine Revision der Typen "Rondanis" zum Genus "*Sarcophaga*" Meig. – Boll. Soc. ent. ital. **44**: 171–199; Firenze & Genova.

– (1913 b): Die männlichen Begattungswerkzeuge bei dem Genus *Sarcophaga* Meig. und ihre Bedeutung für die Abgrenzung der Arten (Dipt.). – Dt. ent. Z. **1913** (3): 239–254; Berlin.

Cantrell, B. K. (1986): Notes on the taxonomy and biology of *Parasarcophaga* Johnston & Tiegs and *Baranovisca* Lopes (Diptera: Sarcophagidae) associated with spiders in eastern Australia. – Aust. ent. Mag. **13** (1–2): 1–10; Greenwich.

Čepelák, J. & M. Slamečkova (1986): Čel'ad': Sarcophagidae. – *In*: J. Čepelák (ed.).: Diptera slovenska 2. Cyclorrhapha: 260–276; Bratislava. [In Czechoslovakian]

Charykuliev, D. M. & S. N. Myartseva (1964): The biology of the subfamily Miltogrammatinae (Sarcophagidae, Diptera). – Izv. Akad. Nauk turkmen. SSR (Ser. Biol.) 2: 84–88; Ashkhabad. [In Russian]

Conci, C. (1975): Repertorio delle biografie e bibliografie degli scrittori e cultori italiani di entomologia. – Memorie Soc. ent. ital. (Vol. Cent.) **48**: 817–1069; Genova.

Costa, A. (1883): Notizie ed osservazioni sulla geofauna sarda. Memoria seconda. – Atti r. acc. Sci. Fis. Mat., Napoli (Ser. 2) **1883** (1): 1–111; Napoli.

– (1884): Notizie ed osservazioni sulla geofauna sarda. Memoria terza. – Atti r. acc. Sci. Fis. Mat., Napoli (Ser. 2) **1884** (1): 1–64; Napoli.

DEAR, J. (1980): 91. Family Sarcophagidae. – *In*: R. W. CORSSKEY (ed.): Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region: 801–818; London [British Museum (Natural History)].

DOWNES, W. L. Jr. (1955): Notes on the morphology and classification of the Sarcophagidae and other calyptrates (Diptera). – Proc. Iowa Acad. Sci. **62**: 514–538; Des Moines.

– (1965): Family Sarcophagidae. – *In*: A. STONE et al. (eds): A catalog of the Diptera of America north of Mexico: 933–961; Washington, D. C. (Agricultural Handbook No. 276).

– (1986): The Nearctic *Melanomya* and relatives (Diptera: Calliphordiae), a problem in calyptrate classification. – Bulletin No. 460: V + 1–22, 6 pl.; Albany (New York State Museum).

HARDY, G. H. (1956): On new generic names, their acceptance or otherwise. – Entomologist's mon. Mag. **92**: 299–300; London.

HENNIG, W. (1961): Bericht über die Untersuchung der Typen einiger der von RONDANI beschriebenen Arten aus der Familie Muscidae. – Beitr. Ent. **11** (1–2): 225–229; Berlin.

HERTING, B. (1969): Notes on European Tachinidae (Dipt.) described by RONDANI (1856–1868). – Memorie Soc. ent. ital. **48** 189–204; Genova.

– (1975): Nachträge und Korrekturen zu den von MEIGEN und RONDANI beschriebenen Raupenfliegen (Dipt. Tachinidae). – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) **271**: 1–13; Stuttgart.

HORN, W. & I. KAHLE (1936): Über entomologische Sammlungen, Entomologen & Entomo-Museologie. – Ent. Beih. Berl.-Dahlem 2–4: VI + 1–536, 34 pl.; Berlin.

LEHRER, A. Z. (1975): Statut de *Bellieria novercoides* (Bott.) et etablissement de deux espèces nouvelles de *Bellieria* Rob.-Desv. (Diptera Sarcophagidae). – Bull. Annls Soc. r. ent. Belg. **111**: 285–288; Bruxelles.

– (1976): Diagnose de *Bellieria cepelaki* Lehrer, 1975 (Diptera Sarcophagidae). – Bull. Annls Soc. r. ent. Belg. **112**: 158–161; Bruxelles.

LOEW, H. (1848): Eine neue europäische Art der Gattung *Metopia*. – Stettin. ent. Ztg. **9**: 377–378; Stettin.

LOPES, H. S. (1976): On the holotypes, mostly females, of some Sarcophagidae (Diptera) described by FRANCIS WALKER. – Revta bras. Biol. **36** (3): 629–641; Rio de Janeiro.

MEADE, R. H. (1879): Professor CAMILLO RONDANI. – Entomologist's mon. Mag. **16**: 138–139; London.

MIHÁLYI, F. (1979a): New and little known Sarcophagidae in the Carpathian Basin (Diptera). – Acta zool. hung. **25** (1–2): 159–164; Budapest

– (1979b): Fémeslegyek – Húslegyek. Calliphoridae – Sarcophagidae. – Fauna Hung. **135**: 1–152 + index 1–4; Budapest.

NORRBOM, A. L. & K. C. KIM (1986): Lectotype designations for the species of Copromyzinae (Diptera: Sphaeroceridae) described by COSTA and RONDANI. – Ent. News **97** (1): 33–35; Philadelphia.

OSTEN-SACKEN, C. R. (1903–1904): Record of my life work in entomology. – **1903** (1–2): VIII + 1–204 + postscript & addenda 2 pp.; Cambridge, Massachusetts. **1904** (3): 205–240 + addenda & postscript 2 pp.; Heidelberg.

PANDELLÉ, L. (1895): Études sur les muscides de France. 2e partie (suite). – Revue Ent. **14**: 287–351; Caen.

– (1896): Études sur les muscides de France. 2e partie (suite). – Revue Ent. **15**: 1–230; Caen.

PAPAVERO, N. (1973): Essays on the history of Neotropical dipterology. 2. – III + 217–446 pp.; São Paulo.

PAPE, T. (1985): The identity of *Metopia staegerii* Rondani, 1859 (Diptera: Sarcophagidae). – Ent. scand. **16**: 213–215; Stockholm.

– (1986a): A revision of Oriental and eastern Palaearctic species of *Metopia* Meigen (Diptera: Sarcophagidae). – Stuttg. Beitr. Naturk. (Ser. A) **395**: 1–8; Stuttgart.

– (1986b): A revision of the Sarcophagidae (Diptera) described by J. C. FABRICIUS, C. F. FALLÉN, and J. W. ZETTERSTEDT. – Ent. scand. **17**: 301–312; Stockholm.

– (1987): The Sarcophagidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna ent. scand. **19**: 1–203; 2 pl.; Leiden & Copenhagen.

ROHDENDORF, B. B. (1930): Sarcophaginae. – *In*: E. LINDNER (ed.): Die Fliegen der paläarktischen Region 11, Teil **64h**: 1–48; Stuttgart.

– (1935): Sarcophaginae. – *In*: E. LINDNER (ed.): Die Fliegen der paläarktischen Region 11, Teil **64h**: 49–128; Stuttgart.

– (1937): Fam. Sarcophagidae (part 1). – Fauna SSSR **19** (1): 1–501; Leningrad. [In Russian with German summary]

ROHDENDORF, B. B. & Yu. G. VERVES (1979): New Palearctic Sarcophaginae (Diptera, Sarcophagidae). – Ént. Obozr. **58** (1): 190–199; Moskva. [In Russian; English translation inEnt. Rev., Wash. **58** (1): 114–121]

RONDANI, C. (1856): Dipterologiae italicae prodromus. 1. – 228 pp.; Parmae. [= Parma]

– (1859): Dipterologiae italicae prodromus. 3. – 243 pp.; Parmae. [= Parma]

– (1860): Sarcophagae italicae oberservatae et distinctae. – Atti Soc. ital. Sci. nat. **3**: 374–393; Milano.

– (1862): Dipterologiae italicae prodromus. 5. – 239 pp.; Parmae. [= Parma]

– (1865): Diptera italica non vel minus cognita descripta vel annotata observationibus nonnullis additis. – Atti Soc. ital. Sci. nat. **8**: 193–231; Milano.

– (1868a): Diptera italica non vel minus cognita descripta vel annotata observationibus nonnullis additis. – Atti Soc. ital. Sci. nat. **11**: 21–54; Milano.

– (1868b): Specierum italicarum ordinis dipterorum. Catalogus notis geographicis auctus. – Atti Soc. ital. Sci. nat. **11**: 559–603; Milano.

SÉGUY, E. (1941): Études sur les mouches parasites. 2. Calliphorides. Calliphorines (suite), sarcophagines et rhinophorines de l'Europe occidentale et méridionale. – Encycl. ent. (Ser. A) **21**: 1–436; Paris.

SOÓS, Á. (1982): Untersuchungen des Typenmaterials der RONDANI'schen Sammlung, 1. Psilidae (Diptera). – Folia ent. hung. **43**: 155–158; Budapest.

– (1983): Untersuchungen des Typenmaterials der RONDANIschen Sammlung. 2. Otitidae (Diptera). – Acta zool. hung. **29** (1–3): 253–260; Budapest.

STEIN, P. (1888): Die Tachininen und Anthomyinen der Umgegend Genthins. Beitrag zur Dipterenfauna der Prov. Sachsen. – Ent. Nachr. **14**: 211–219, 370–379; Berlin.

– (1924): Die verbreitetsten Tachiniden Mitteleuropas nach ihren Gattungen und Arten. – Arch. Naturgesch. (A) **90** (6): 1–271; Berlin.

SUGIYAMA, E. & R. KANO (1984): Systematics of the Sarcophaginae of the Oriental region based on the comparative morphology of the male genitalia (Diptera, Sarcophagidae). – Jap. J. sanit. Zool. **35** (4): 343–356; Tokyo.

TOWNSEND, C. H. T. (1938): Manual of myiology. 6.– 309 pp.; Itaquaquecetuba, São Paulo.

VENTURI. F. (1947): Notulae dipterologicae. I. Miltogrammini e Metopiini (Dipt. Sarcophagidae) dell'Italia centrale. – Redia **32**: 119–139; Firenze.

– (1957a): Notulae dipterologicae. XIII. La "*Senotainia pygmaea*" Rond. (Sarcophagidae). – Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna **22**: 177–184; Bologna.

– (1957b): Notulae dipterologicae. XV. Esame critico delle *Apodacra cyprica* Rond. e *bembicisequaz* Pand. e relative modificazioni nomenclatoriali. – Boll. Soc. ent. ital. **87**: 154–157; Firenze & Genova.

– (1960): Sistematica e geonemia dei sarcofagidi (excl. *Sarcophaga* Meig. s. l.) italiani (Diptera). – Frustula ent. **2** (7): 1–124; Fano.

VERVES, Yu. G. (1982): Sarcophaginae. – *In*: E. LINDNER (ed.): Die Fliegen der paläarktischen Region 11, Teil **64h**: 235–296; Stuttgart.

– (1986): Family Sarcophagidae. – *In*: Á. SOÓS & L. PAPP (eds): Catalogue of Palaearctic Diptera **12**: 58–193; Budapest.

VILLENEUVE, J. (1931): Aperçus critiques sur le mémoire de P. STEIN: "Die verbreitetsten Tachiniden Mitteleuropas.". – Konowia **31**: 47–74; Wien.

ZUMPT, F. (1961): Calliphoridae (Diptera Cyclorrhapha). Part III: Miltogramminae. – Explor. Parc natn. Albert Miss. G. F. de Witte **98**: 1–137; Bruxelles.

Authors's address:

THOMAS PAPE, Zoological Museum, Universitetsparken 15, DK-2100 Copenhagen, Denmark.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 417	13 S.	Stuttgart, 1. 9. 1988

Bestimmungstabelle der westpaläarktischen *Chamaepsila*-Arten (Diptera: Psilidae)

Identification Key of the Westpalaearctic Species of *Chamaepsila* (Diptera: Psilidae)

Von Wang[1]) Xinli[2]), Beijing (Peking)

SMITHSONIAN
JAN 13 1989
LIBRARIES

Mit 27 Abbildungen und 3 Tabellen

Summary

This paper presents the results of a study of the important diagnostic characters — chetotaxy of the body and structure of male postabdomen — as an identification key of Westpalaearctic species of *Chamaepsila*.

Zusammenfassung

Diese Arbeit bringt die Ergebnisse einer Untersuchung über die wichtigsten diagnostischen Merkmale — Chätotaxie des Körpers und Struktur des männlichen Postabdomen — in Form einer Bestimmungstabelle der westpaläarktischen *Chamaepsila*-Arten.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material und Methodik 5
   2.1. Material 5
   2.2. Methodik 5
   2.3. Abkürzungen 5
3. Untersuchung der diagnostischen Merkmale 6
   3.1. Chätotaxie 6
   3.2. ♂ Postabdomen 7
4. Bestimmungstabelle der westpaläarktischen *Chamaepsila*-Arten 8
5. Literatur 13

---

[1]) Wang = Nachname (last name).
[2]) Xinli = Vorname (first name).

1. Einleitung

Die Familie Psilidae umfaßt 10 Gattungen. Nur zwei davon (*Pseudopsila* und *Longinasus*) wurden in der paläarktischen Region bisher noch nicht gefunden.

Chamaepsila gehört zu der Gattungsgruppe *Psila*. Die Systematik der Gattungsgruppe *Psila* war Gegenstand vieler Änderungen und auch heute existieren hinsichtlich ihrer endgültigen Umgrenzung noch verschiedene Meinungen. Bei manchen Autoren ist *Chamaepsila* in *Psila* enthalten, zum Beispiel bei Loew (1869) und Melander (1920). Im Gegensatz zu Frey (1925) entspricht *Psila* bei anderen Autoren genau *Chamaepsila*, so bei Collin (1944) und Lyneborg (1964) (Tab. 1). *Chamaepsila*, *Oxypsila* und *Psila* zeigen nach Hennig (1941) hinsichtlich der Anzahl und Anordnung der Borsten nur geringe Unterschiede. Das Herausarbeiten einer natürlichen Systematik wäre dringend nötig.

In dieser Arbeit benutze ich den Gattungsnamen *Chamaepsila* im Sinne von Hennig (1941), siehe folgende Tabelle:

Bestimmungstabelle für die Gattungen der Psilidae der paläarktischen Region

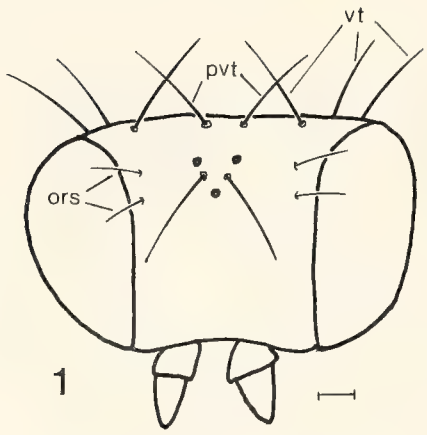
1 3. Fühlerglied mindestens 4mal so lang wie das 2. 2
– 3. Fühlerglied höchstens 3mal so lang wie das 2. 3
2 Frontal-Index[3]) größer als 1,5. Fühler deutlich getrennt, ihr Abstand an der Basis ist etwa so groß wie der Abstand zwischen Fühlerbasis und Auge. Hinterfemur ventral ohne Haarpolster . . . . . ***Tropeopsila*** Shatalkin
– Frontal-Index kleiner als 1,5. Abstand zwischen den Fühlern viel kleiner. Hinterfemur ventral vor der Spitze mit einem Polster sehr dichtstehender kurzer Haare . . . . . ***Loxocera*** Meigen
3 Höhe des Peristoms kleiner als 1/3 des größten Augendurchmessers (Abb. 5). 2–3 Paare Scutellarborsten (sc). Analzelle (A) deutlich kürzer als die zweite Basiszelle (2B) (Abb. 27). Hinterkopf flach. Unterer Vorderrand des Kopfes, von der Seite gesehen, winklig (Ab. 5). ♂: Hypopygium mit Surstyli (siehe Hennig 1941, Textfig. 4: Gonopoden) . . . . . ***Chyliza*** Fallén
– Höhe des Peristoms größer als 1/3 des größten Augendurchmessers (Abb. 6). Analzelle (A) etwa so lang wie die zweite Basiszelle (2B) (Abb. 26). Hinterkopf etwas konvex gewölbt. Unterer Vorderrand des Kopfes meistens ohne Ecke. ♂: Hypopygium ohne Surstyli 4
4 Weder Notopleuralborsten (n) noch Supraalarborsten (sa) vorhanden. ♂: Hinterfemur verdickt und gebogen. ♀ mit eigenartig gebautem Legerohr (Abb. 4). . . . . ***Psilosoma*** Zetterstedt
– Je 1 Paar Notopleuralborsten (n) und Supraalarborsten (sa). ♂: Femora nicht verdickt, gerade. ♀ mit einfachem Legerohr 5
5 Postvertikalborsten (pvt) fehlend 6
– pvt vorhanden . . . . . ***Chamaepsila*** Hendel
6 Dorsocentralborsten (dc) fehlend . . . . . ***Oxypsila*** Frey
– dc vorhanden . . . . . ***Psila*** Meigen.

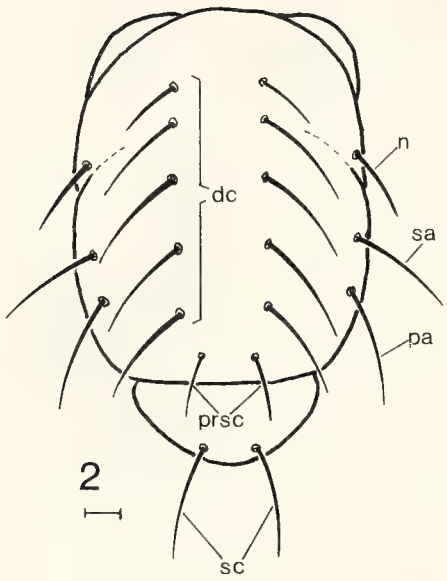
Die meisten Autoren haben bei *Chamaepsila* hauptsächlich die äußere Morphologie untersucht. Mit dem männlichen Postabdomen, das eine wichtige diagnostische Bedeutung hat, befaßten sich leider nur wenige Bearbeiter. Hennig (1941) zeichnete es von 17 *Chamaepsila*-Arten, jedoch meistens ohne den inneren Kopulations-

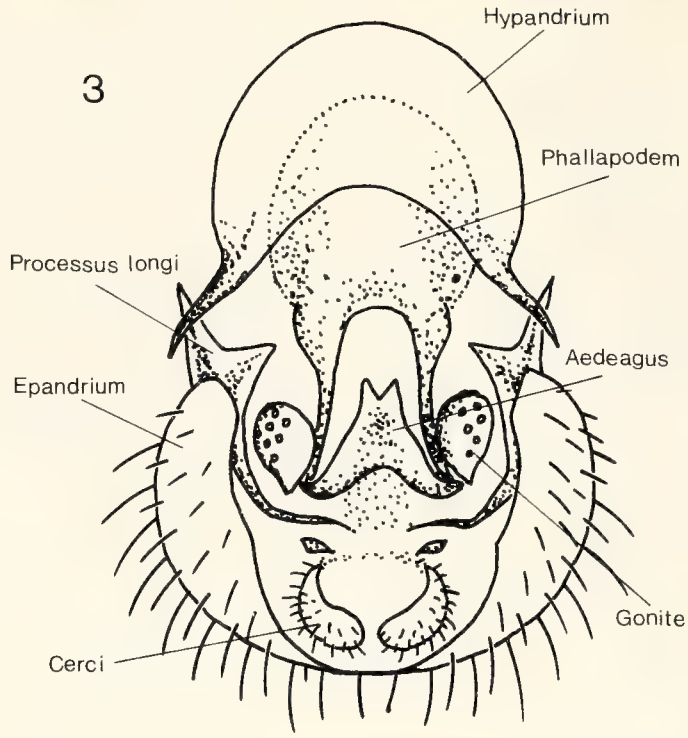
[3]) Frontal-Index: Abstand zwischen den Augen auf der Höhe der hinteren Ocellen, geteilt durch die Entfernung zwischen dem Hinterrand des 1. Fühlergliedes und den hinteren Ocellen (nach Shatalkin 1983).

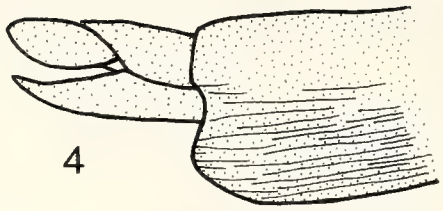
Tabelle 1. Systematik des Taxons *Psila*. — Namen in Klammern „( )“: Typus-Arten.

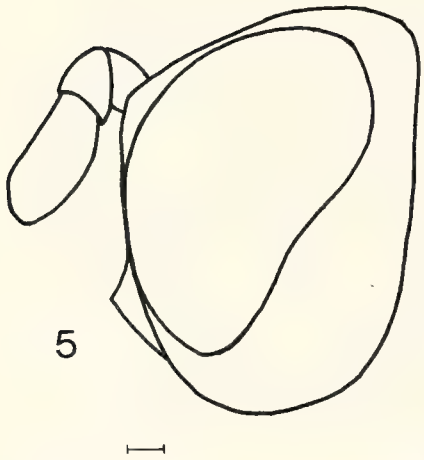
Autor	Zeit	Systematik					
Meigen	1803	*Psila*					
Rondani	1856	*Pachylomera* (*lefebvrei*)		*Psila* (*rosae*)			
Zetterstedt	1860	*Psilosoma* (*audouini*)					
Hendel	1902			A-Gruppe (*rosae*)		B-Gruppe (*fimetaria*)	
Hendel	1917			*Chamaepsila* (*rosae*)		*Psila* (*fimetaria*)	
Frey	1925	*Psilosoma* (*audouini*)	*Camptopsila* (*lefebvrei*)	*Chamaepsila* (*rosae*)	*Tetrapsila* (*obscuritarsis*)	*Oxypsila* (*abdominalis*)	*Psila* (*fimetaria*)
Hennig	1941	*Psilosoma* (*audouini*)		*Chamaepsila* (*rosae*)		*Oxypsila* (*abdominalis*)	*Psila* (*fimetaria*)
Collin	1944	*Psilosoma* (*audouini*)	*Camptopsila* (*lefebvrei*)	*Psila* (*rosae*)	*Tetrapsila* (*obscuritarsis*)	*Oxypsila* (*abdominalis*)	*Pelethophila* (*fimetaria*)
Sóos	1984	*Psilosoma* (*audouini*)		*Chamaepsila* (*rosae*)		*Oxypsila* (*abdominalis*)	*Psila* (*fimetaria*)

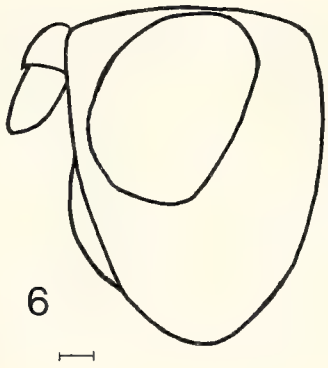












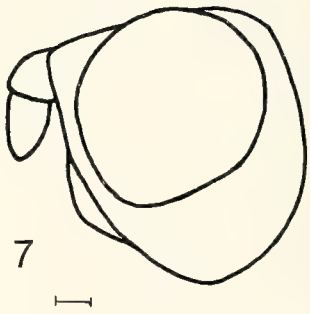


Abb. 1. Chätotaxie des Kopfes von *Chamaepsila rosae*.

Abb. 2. Chätotaxie des Thorax von *Ch. hebraica*.

Abb. 3. ♂ Postabdomen von *Ch. nigricornis* (nach Collin 1944).

Abb. 4. Spitze des ♀ Legerohres von *Psilosoma audouini* (nach Hennig 1941).

Abb. 5–7. Kopf lateral. – 5. *Chyliza vittata*, – 6. *Chamaepsila pallida*, – 7. *Ch. luteola*. – Maßstrich: 0,1 mm.

apparat. Genauere Darstellungen der männlichen Genitalien gibt es nur von *Ch. nigricornis* (COLLIN 1944), *Ch. rosae* (COLLIN 1944, HENNIG 1941), *Ch. persimilis* (WAKERLY 1959), *Ch. pallida* (HENNIG 1941) und *Ch. bicolor* (HENNIG 1941). Anhand von Material des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart habe ich das ♂ Postabdomen von 11 *Chamaepsila*-Arten untersucht und gezeichnet, um für die Bestimmung und Beurteilung der Systematik eine weitere Grundlage zu liefern.

Die Untersuchung der Genitalien zeigte, daß einige Arten möglicherweise Synonyme anderer Arten sind. Weil das von mir präparierte Material aber nicht ausreichend ist, um zu einer sicheren Beurteilung zu gelangen, gehe ich in dieser Arbeit nur in einer kurzen Anmerkung an entsprechender Stelle auf diese Problematik ein.

Ich möchte an dieser Stelle Dr. B. HERTING und Dr. H. P. TSCHORSNIG (Stuttgart) meinen herzlichen Dank aussprechen. Sie regten diese Arbeit an und haben mich in der Theorie und Technik beraten. Ohne ihre fachliche Betreuung wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Prof. YANG CHI-KUN (Peking) danke ich ebenso herzlich für die fachliche Anleitung und die Zusendung von Literatur.

2. Material und Methodik

2.1. Material

Die verwendeten Exemplare gehören alle zur Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart. Insgesamt wurden 123 Exemplare von 14 Arten untersucht. Ich präparierte das ♂ Postabdomen folgender Arten (in Klammern Anzahl der Exemplare):

atra	(3)	*obscuritarsis*	(1)
gracilis	(2)	*pallida*	(1)
hebraica	(1)	*pectoralis*	(2)
humeralis	(1)	*persimilis*	(2)
luteola	(2)	*rosae*	(2).
morio	(1)		

2.2. Methodik

Das ganze Abdomen wird abgebrochen, in 5%iger Kalilauge (KOH) aufgekocht und anschließend gründlich gewässert. Wenn alle Strukturelemente gut sichtbar sind, wird das Präparat in Glyzerin überführt. Ist das Exemplar zu dunkel, müssen die Genitalien herausgezogen werden. Die Untersuchung der Präparate erfolgt freischwimmend in Glyzerin unter dem Binokular mit Auflicht bei 25–100facher Vergrößerung.

2.3. Abkürzungen (siehe Abb. 1–2, 26)

Kopf

ors obere Frontorbitalborsten
pvt Postvertikalborsten
vt Vertikalborsten

Thorax

dc Dorsocentralborsten
n Notopleuralborsten
pa Postalarborsten
prsc Präscutellarborsten
sc Scutellarborsten
sa Supraalarborsten

Flügel

A Analzelle
1B Erste Basiszelle
2B Zweite Basiszelle
D Diskalzelle.

3. Untersuchung der diagnostischen Merkmale

3.1. Chätotaxie

Postvertikalborsten: Alle *Chamaepsila*-Arten haben ein Paar pvt. Ich habe nur ein Exemplar von *Ch. hebraica* gesehen, das 2 Paare pvt hatte. Die pvt sind meistens so stark und ebenso gefärbt wie die Vertikalborsten. Bei den von mir geprüften Arten sind die pvt nur bei *Ch. obscuritarsis* schwächer und heller als die vt.

Vertikalborsten: In der westpaläarktischen Region haben die meisten Arten von *Chamaepsila* 3 Paare vt. Bei manchen Arten, die normalerweise 2 Paare vt besitzen, können ausnahmsweise auf einer Seite 4 vt auftreten.

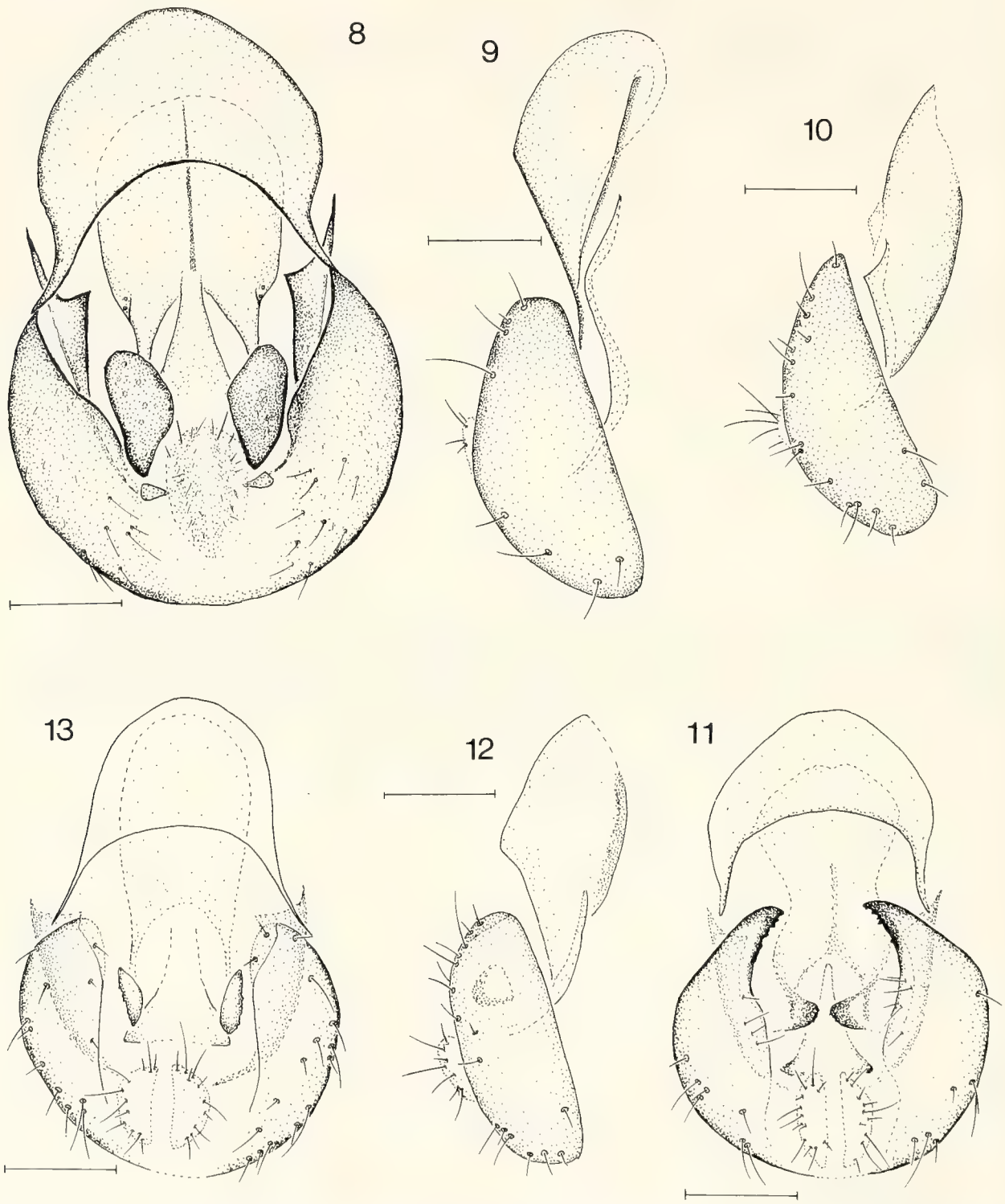


Abb. 8–13. *Chamaepsila*; ♂ Postabdomen ventral und lateral. – 8, 9. *rosae*, – 10, 11. *persimilis*, – 12, 13. *pectoralis*. – Maßstrich: 0,1 mm.

Obere Frontorbitalborsten: Die ors sind normalerweise in der Anzahl von 1 oder 2 Paaren vorhanden und schwächer als die anderen Borsten des Kopfes. Bei manchen Arten kann ausnahmsweise einseitig eine zusätzliche ors vorkommen.

Präscutellarborsten: Dieses Borstenpaar (nach meiner Kenntnis nur bei *Ch. hebraica* vorhanden) befindet sich gerade vor dem Scutum und ist schwächer als die Dorsocentralborsten. Die Entfernung zwischen den 2 prsc ist kleiner als der Abstand zwischen den dc.

Dorsocentralborsten: Die *Chamaepsila*-Arten besitzen höchstens 5 Paare dc. Das Vorhandensein oder Fehlen des letzten und vorletzten Paares ist ein artkonstantes Merkmal. Die anderen dc können intraspezifisch variieren. Ich habe 9 Exemplare von *Ch. hebraica* untersucht, ihre Variabilität ist aus Tab. 2 zu ersehen.

Tabelle 2. Anzahl der dc bei *Ch. hebraica*.

links	rechts	Exemplare	links	rechts	Exemplare
5	5	2	4	3	1
5	4	2	3	4	1
4	5	1	3	3	1
4	4	1			

Eine solche Variabilität gibt es auch bei *Ch. atra*. Hier ist die Position der vorderen dc instabil. *Ch. atra* ist *Ch. morio* sehr ähnlich. Beide Arten haben keine deutlichen Unterschiede im männlichen Postabdomen. Nur die Zahl der dc ist verschieden. *Ch. atra* hat 4 Paare. *Ch. morio* hat 3 Paare. Ich glaube, daß dieses Merkmal nur eine sehr geringe diagnostische Bedeutung hat.

Die Färbung der Borsten (Macrochäten) der *Chamaepsila*-Arten ist unterschiedlich. Bei vielen Arten fehlt eine Beschreibung der Borstenfärbung. Diese ist in Tab. 3 dargestellt und verdient als diagnostisches Merkmal mehr Beachtung.

Tabelle 3. Borstenfärbung der untersuchten *Chamaepsila*-Arten.

	gelb	schwarz	braun
atra		×	
bicolor		×	
gracilis		×	
hebraica		×	
humeralis	×		
luteola	×		
morio		×	
nigra		×	
obscuritarsis		×	
pallida			×
pectoralis	×		
persimilis	×		
rosae	×		
villosula	×		

3.2. ♂ Postabdomen

Der Unterrand des Epandriums (in der Orientierung der Abbildungen obenliegend) ist gerade (Abb. 18–19), rund (Abb. 24–25), winklig (Abb. 16–17), gezahnt (Abb. 11) oder nach innen gebogen (Abb. 14, 20). Das Epandrium ist immer behaart.

Die Cerci sind normalerweise ziemlich hell und behaart, ohne besondere Ausbildungen.

Die höckerförmigen Gonite zeigen je nach der Art große Unterschiede (siehe Abbildungen). Ihre Oberfläche ist glatt oder rauh. Bei *Ch. pallida* sind sie am Außenrand gezahnt.

Das Phallapodem ist beinahe flach (Abb. 8–9, 20–21), ausgehöhlt (Abb. 14–15) oder zangenförmig (Abb. 16–17). Seine Ränder sind verschieden geformt.

Das Hypandrium ist meistens halbmondförmig. Bei manchen Arten ist es sehr schmal (Abb. 14–15).

Der Aedeagus ist ein röhren- oder schlauchförmiges, membranöses Gebilde. Nur seine Basis ist stärker chitinsiert und bietet konstante Merkmale. Bei *Ch. hebraica* und *Ch. gracilis* ist der Aedeagus sehr eigenartig ausgebildet (Abb. 16–19).

Die Processus longi zeigen keine großen Unterschiede. Sie sind je nach Art hell oder etwas dunkler.

4. Bestimmungstabelle der westpaläarktischen *Chamaepsila*-Arten

1 Zwei Paare Scutellarborsten (sc) 2
– Nur 1 Paar sc 3
2 Kopf mit 2 großen, braunen, lateralen Occipitalflecken. Ein braunes Band zieht von den Schultern zur Halterenbasis. Halteren schwärzlich. Körperlänge 4,5 mm . . . . . ***longipennis*** Séguy
– Keine deutlichen Occipitalflecken. Thorax ohne braunes Band. Halteren gelblich. Querader m_{3+4} manchmal teilweise oder ganz reduziert. Körperlänge 6–7 mm. ♂ Postabdomen siehe Abb. 24, 25 . . . . . ***obscuritarsis*** Loew
3 3–5 Paare Dorsocentralborsten (dc) vorhanden 4
– 1–2 Paar(e) dc vorhanden 9
4 Präscutellarborsten (prsc) vorhanden. 3–5 Paare dc. ♂ Postabdomen siehe Abb. 16, 17 . . . . . ***hebraica*** Hennig
– prsc fehlend. 3–4 Paare dc 5
5 Beine einfarbig gelb. Kopf gelb, außer der Stirn im oberen Teil und dem oberen Hinterkopf. 3 Paare dc . . . . . ***villosula*** Meigen
– Beine nicht einfarbig gelb. Kopf schwarz 6
6 Tibien und Tarsen gelb, letztes Tarsenglied gebräunt, Femora mit Ausnahme der Knie schwarz. 3 Paare dc . . . . . ***nigra*** Fallén
– Beine ganz schwarz. 3–4 Paare dc 7
7 7. Abdominalsegment des ♀ breit, an seinem Ende setzt das Legerohr an. ♂ Postabdomen mit einem fingerartigen Fortsatz. (Diese Art habe ich nicht gesehen. Beschreibung bei Collin 1944.) . . . . . ***clunalis*** Collin
– Das schmale 7. Abdominalsegment des ♀ bildet einen Teil des Legerohres 8
8 4 Paare dc. ♂ Postabdomen siehe Abb. 14, 15 . . . . . ***atra*** Meigen
– 3 Paare dc. (Das ♂ Postabdomen zeigt keine Unterschiede zu *Ch. atra*. Die vorderen dc sind bei den *Chamaepsila* oft nicht stabil. Deshalb vermute ich, daß diese Art mit *Ch. atra* identisch sein könnte.) . . . . . ***morio*** Zetterstedt
9 2 Paare dc 10
– 1 Paar dc 20
10 3 Paare Vertikalborsten (vt) 11
– 2 Paare vt 19
11 Thorax gelb oder nur mit dunklen Streifen, mindestens Pleuren des Thorax teilweise gelb 12
– Thorax dunkelbraun bis schwarz oder nur Schultern rotgelb 16
12 Thorax ganz gelb oder nur mit schwarzen Streifen 13
– Thorax-Rücken dunkelbraun bis schwarz. Pleuren gelb oder teilweise gelb 15
13 Höhe des Peristoms etwa gleich dem größten Augendurchmesser (Abb. 6) 14

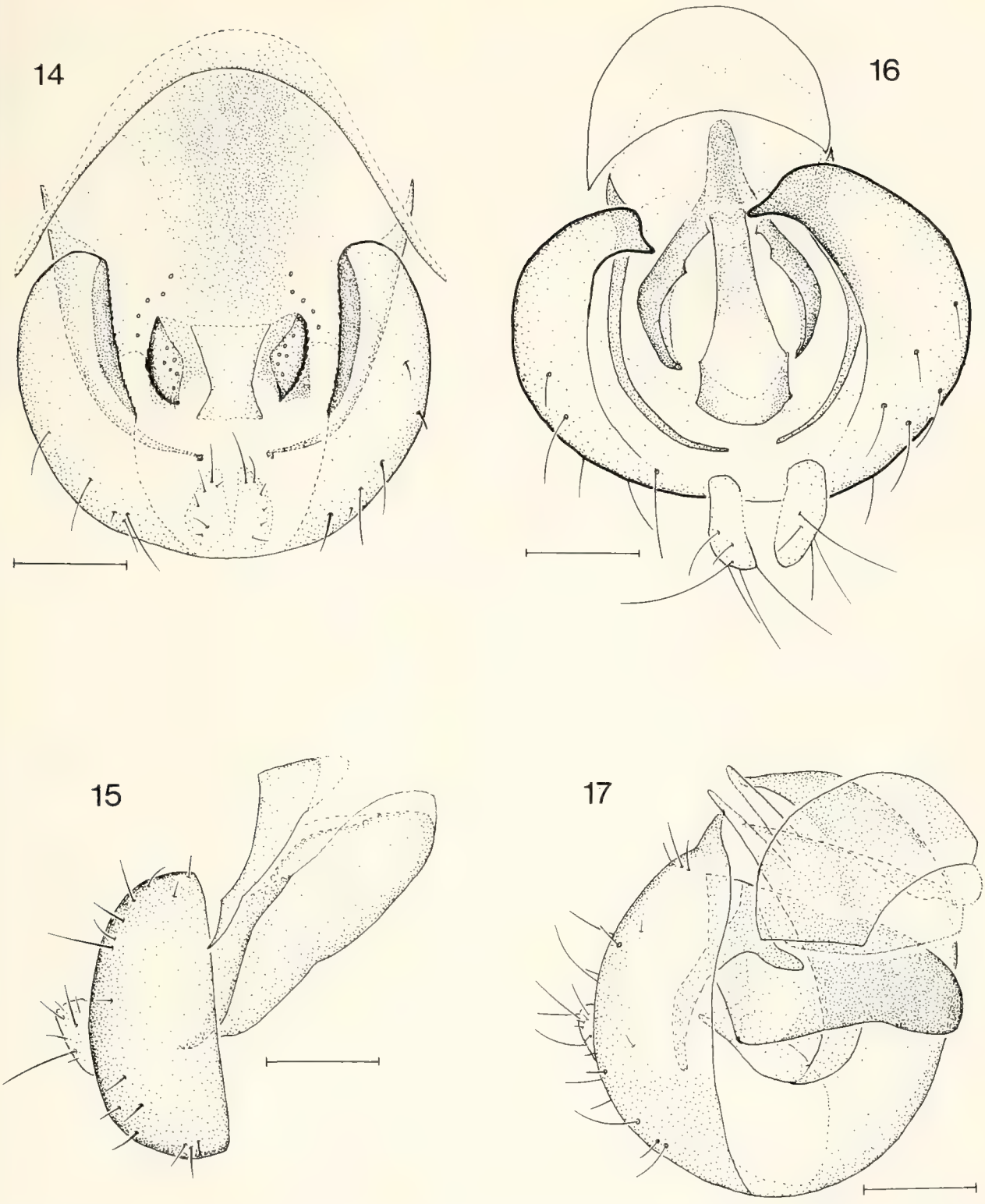


Abb. 14–17. *Chamaepsila*; ♂ Postabdomen ventral und lateral. – 14, 15. *atra*, – 16, 17. *hebraica*. – Maßstrich: 0,1 mm.

– Höhe des Peristoms nur etwa 1/2 so groß wie der größte Augendurchmesser (Abb. 7). ♂ Postabdomen siehe Abb. 22, 23. (Die 3 mir vorliegenden Exemplare sind sehr ähnlich wie *Ch. pallida*, aber es gibt große Unterschiede bei dem ♂ Postabdomen. Sie entsprechen auch nicht genau COLLINS Beschreibung von *Ch. luteola*. Die Haare an der Arista sind länger als bei *Ch. pallida*. Die Augenform ist nicht deutlich verschieden von *Ch. pallida*. Leider hat COLLIN keine Beschreibung des ♂ Postabdomens gegeben. Ob die 3 Exemplare wirklich *Ch. luteola* sind, müßte eine Prüfung der Typen zeigen.) . . . . . **luteola** Collin

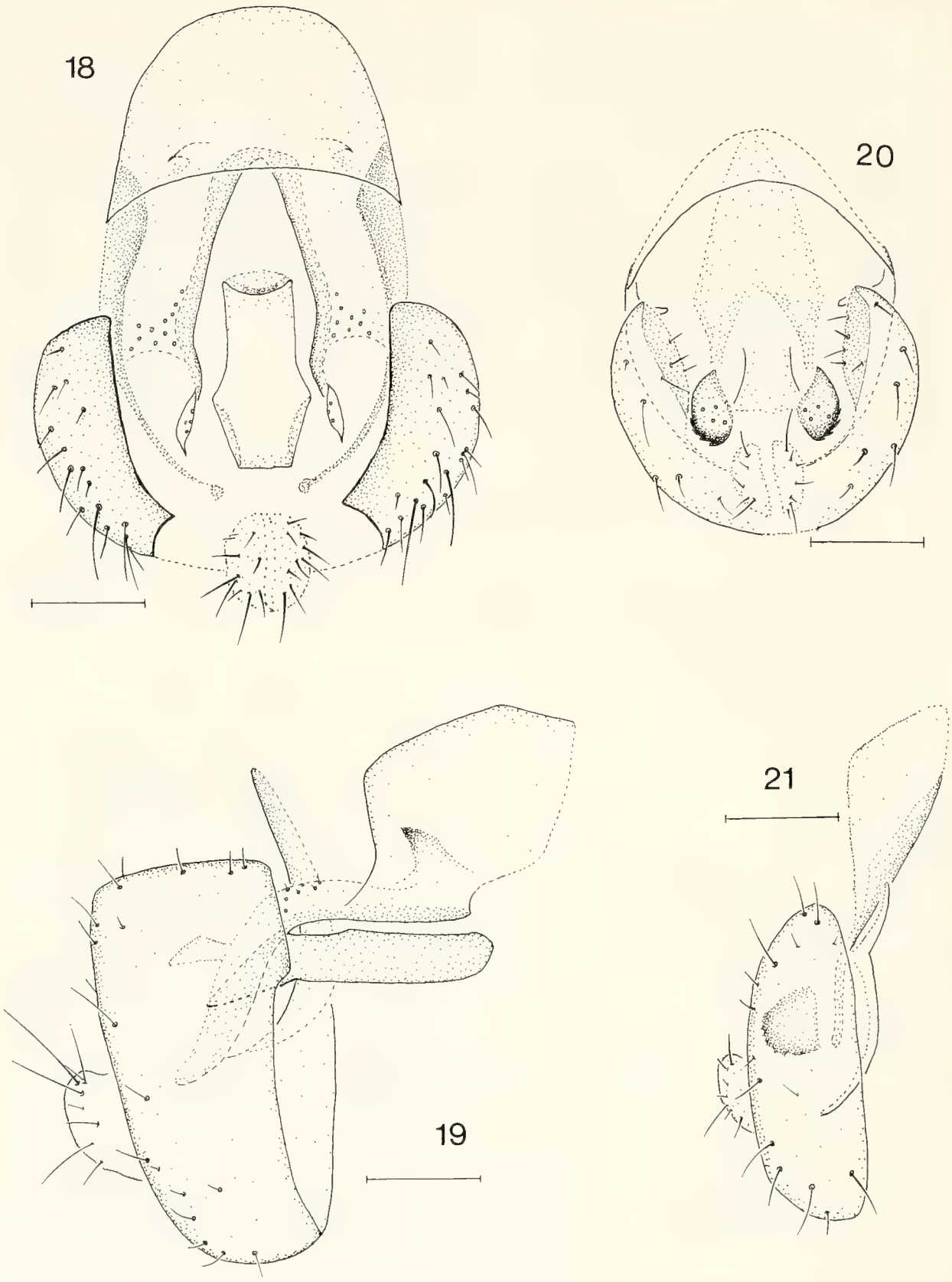


Abb. 18–21. *Chamaepsila*; ♂ Postabdomen ventral und lateral. – 18, 19. *gracilis*, – 20, 21. *pallida*. – Maßstrich: 0,1 mm.

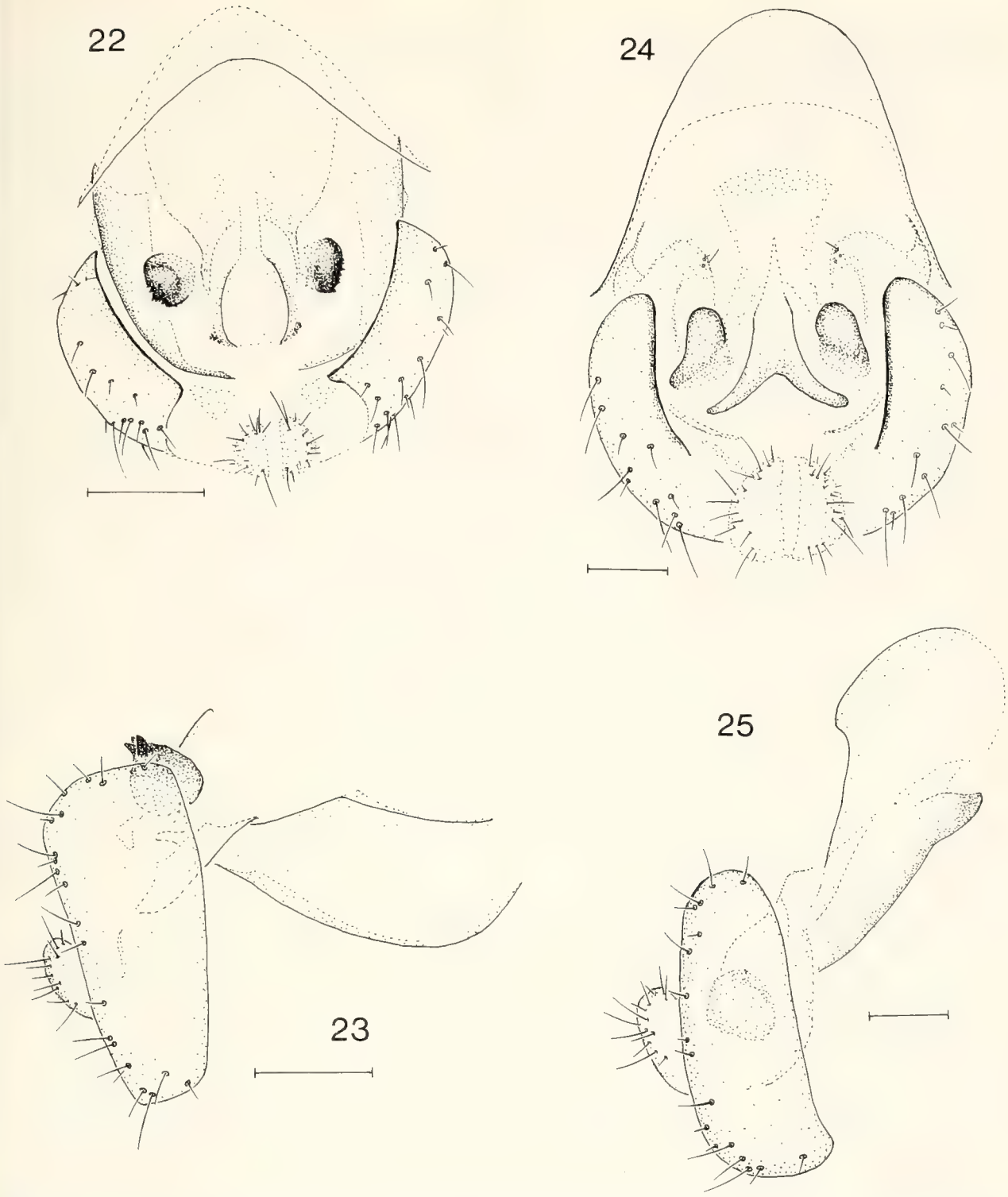
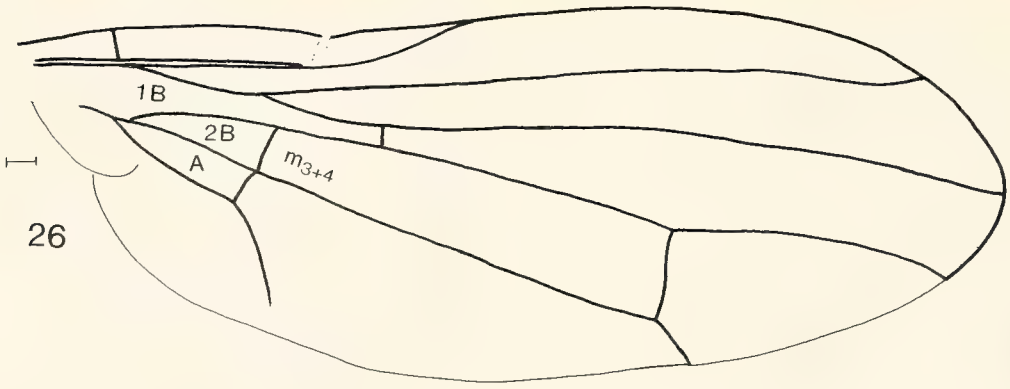


Abb. 22–25. *Chamaepsila*; ♂ Postabdomen ventral und lateral. – 22, 23. *luteola*, – 24, 25. *obscuritarsis*. – Maßstrich: 0,1 mm.

14 Mesonotum mit einer braunen Mittellinie und 2 kürzeren seitlichen Längslinien. (Letztere können fast ganz verschwunden sein.) . . . . . ***pallida*** var. ***unilineata*** Zetterstedt
– Mesonotum ohne Streifen. ♂ Postabdomen siehe Abb. 20, 21 . . . . . ***pallida*** Fallén
15 Oberrand der Mesopleuren schwarz . . . . . ***strigata*** Collin
– Pleuren des Thorax völlig gelb oder rotgelb. ♂ Postabdomen siehe Abb. 12, 13 . . . . . ***pectoralis*** Meigen
16 Schultern stets rotgelb. (Das ♂ Postabdomen besitzt keine deutlichen Unterschiede zu demjenigen von *pectoralis*. Unterschiede zeigen sich nur in der Färbung der Pleuren, die aber bei *pectoralis* variabel ist. Deshalb stellt *humeralis* möglicherweise ein Synonym von *pectoralis* dar.) . . . . . ***humeralis*** Zetterstedt
– Schultern wie der übrige Thorax glänzendschwarz **17**



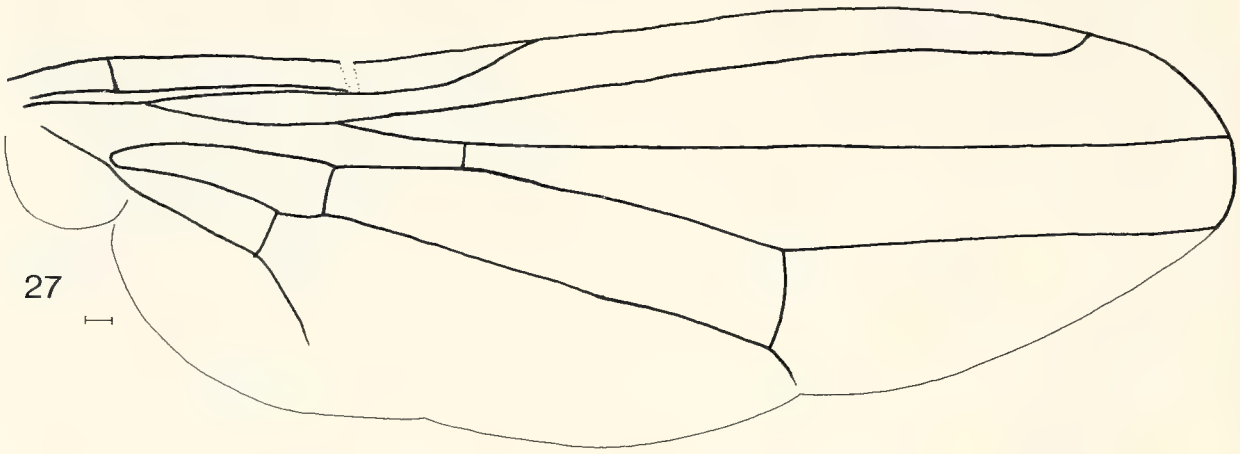


Abb. 26–27. Flügel. – 26. *Chamaepsila rosae*, – 27. *Chyliza scutellata*. – Maßstrich: 0,1 mm.

17 3. Fühlerglied schwarz. Vorderfemur ventral mit einer Reihe längerer Haare. ♂ Postabdomen siehe Abb. 3 . . . . . ***nigricornis*** Meigen
– 3. Fühlerglied gelb bis schwarz. Vorderfemur ventral ohne auffallende Haarreihe . . **18**
18 Taster einfarbig gelb. ♂ Postabdomen siehe Abb. 10, 11 . . . . . ***persimilis*** Wakerley
– Taster mindestens an der Spitze braun oder schwarz. ♂ Postabdomen siehe Abb. 8, 9 . . . . . ***rosae*** Fabricius
19 Stirn am Vorderrand gelb, dahinter ein schwarzes, 2mal gebuchtetes Querband. Femora unterseits schmal schwarzbraun gestreift . . . . . ***nigrotaeniata*** Strobl
– Stirn ohne Querband. Femora nicht gestreift . . . . . ***sardoa*** Rondani
20 3 Paare vt **21**
– 2 Paare vt **24**
21 Thorax schwarz. Schultern und Propleuren manchmal rot . . . . ***limbatella*** Zetterstedt
– Thorax gelb oder rostrot, nur mit dunklen Streifen oder Flecken **22**
22 Thorax-Rücken mit 4 schwarzen Längsstreifen . . . . . ***quadrilineata*** Strobl
– Thorax-Rücken ohne schwarze Längsstreifen **23**
23 Pleuren des Thorax einfarbig gelb . . . . . ***bicolor*** Meigen
– Sternopleuren mit einem braunen Fleck . . . . . ***nigromaculata*** Strobl
24 Körper schwarz. 3. Fühlerglied schwarz. ♂ Postabdomen siehe Abb. 18, 19 . . . . . ***gracilis*** Meigen
– Thorax und Abdomen rotgelb. 3. Fühlerglied rotgelb . . . . . ***rufa*** Meigen.

5. Literatur

COLLIN, J. E. (1944): The British species of Psilidae (Diptera). – Entomologist's mon. Mag. **81**: 214–224; London.

FREY, R. (1925): Zur Systematik der paläarktischen Psiliden. – Notul. ent. **5**: 47–50; Helsingfors.

HENDEL, F. (1902): *Strongylophthalmus*, eine neue Gattung der Psiliden (Dipt.). – Wien. ent. Ztg. **21**: 179–181; Wien.

– (1917): Beiträge zur Kenntnis der acalypteraten Musciden. – Dt. ent. Z., Iris **1917**: 33–47; Dresden.

HENNIG, W. (1941): Psilidae. – *In:* E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region. **41**: 1–38, Taf. I–IV; Stuttgart.

LOEW, H. (1869): Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria octava. – Berl. ent. Z. **13**: 1–52; Berlin.

LYNEBORG, L. (1964): Danske acalypterate fluer. 2. Psilidae, Platystomidae og Otitidae (Diptera). – Ent. Meddr. **32**: 367–377; Kopenhagen.

MEIGEN, J. W. (1803): Versuch einer neuen Gattungseintheilung der europäischen zweiflügligen Insekten. – Mag. Insektenk. **2**: 259–281; Braunschweig.

MELANDER, A. L. (1920): Synopsis of the dipterous family Psilidae. – Psyche, Camb. **27**: 91–101; Cambridge, Mass.

RONDANI, C. (1856): Dipterologiae italicae prodromus **1**. 228 pp.; Parmae [Parma].

SHATALKIN, A. I. (1983): New species of flies of the family Psilidae from the Far East. – Ent. Rev., Wash. **62**: 127–134; Washington.

SOÓS, A. (1984): Catalogue of Palaearctic Diptera **9**. 460 pp.; Budapest.

WAKERLEY, S. B. (1959): A new species of *Psila* Meigen from northern England. – Proc. R. ent. Soc. Lond. (B) **28**: 107–108; London.

ZETTERSTEDT, J. W. (1860): Diptera Scandinaviae **14**: 6191–6609; Lund.

Anschrift der Verfasserin:

WANG XINLI[4]), Department of Plant-Protection, Beijing Agricultural University, Beijing (Peking), V.R. China.

[4]) Siehe Seite 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 418	10 S.	Stuttgart, 1. 9. 1988

Morphologie der Eier und Eilarven der Ethillini (Diptera: Tachinidae)*

Morphology of Egg and First Instar Larva of the Ethillini (Diptera: Tachinidae)

Von Hans-Peter Tschorsnig, Stuttgart

SMITHSONIAN
JAN 12 1989
LIBRARIES

Mit 11 Abbildungen

Summary

The eggs and the first instar larvae of 4 species belonging to 4 different genera of the Ethillini are described. *Prosethilla* and *Ethilla* are oviparous, *Paratryphera* and *Atylomyia* are ovolarviparous. The eggs of all 4 species show a dorsal operculum. The significance and the possible function of this structure are discussed.

Zusammenfassung

Die Eier und Eilarven von 4 Arten aus 4 Gattungen der Ethillini werden beschrieben. *Prosethilla* und *Ethilla* sind ovipar, *Paratryphera* und *Atylomyia* dagegen ovolarvipar. Die Eier aller 4 Arten besitzen ein dorsales Operculum. Die Bedeutung und die mögliche Funktion dieses Gebildes werden diskutiert.

1. Einleitung

Die Ethillini (Ethyllariae) im Sinne von Mesnil (1944–1975) umfassen die Gattungen *Prosethilla* (= *Chaetinella*), *Ethilla* und *Paratryphera*. Herting (1960) fügte *Atylomyia* hinzu, Kugler beschrieb später (1971) noch die mit *Atylomyia* nahe verwandte Gattung *Amnonia*.

Eier und Larven der Ethillini sind bisher – mit Ausnahme von *Paratryphera barbatula* – nicht genauer untersucht worden. Das Ei und die Eilarve der genannten Art beschrieb Thompson (1926).

*) Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Die Wirte der Ethillini sind Geometriden- und Noctuidenraupen (HERTING 1960, SHIMA 1980).

Die Phorocerosomariae (= Gynandromyiini im Sinne von CROSSKEY 1976), die von MESNIL ebenfalls als zu dieser Gruppe zugehörig betrachtet werden, sind nicht Gegenstand dieser Arbeit (siehe Kap. 8). Sie sind Parasiten von Orthoptera.

2. Methodik

Das Abdomen von getrocknetem Sammlungsmaterial (Naturkundemuseum Stuttgart) wurde etwa 20 Stunden bei Raumtemperatur in 2% KOH belassen und die Eier und Larven nach Freipräparation in Glycerin überführt. Da bei dieser Methode bei den Larven Verzerrungen auftreten können, sind im Text keine Maßangaben genannt. Die sklerotisierten Teile (Mundhaken, Dörnchenfelder und Stigmen sind davon nicht betroffen). Die Untersuchung erfolgte nur lichtmikroskopisch.

Leider war kein frisches Material verfügbar, weil alle Ethillini selten sind.

3. *Prosethilla kramerella* Stein (*Chaetinella* bei MESNIL 1944–1975)

3.1. Material

D: Kaiserstuhl 9. 5. 81, 1 ♀; Kaiserstuhl 23. 5. 81, 1 ♀; Markgröningen 30. 5. 74, 1 ♀.

3.2. Sektionsbefund der Weibchen

Der Uterus ist kurz; er kann nur 1 Ei aufnehmen. In den Ovarien befanden sich 19–33 unbefruchtete Eier mit ausdifferenziertem Chorion sowie etwa 10 Eier in einem unreiferen Entwicklungsstadium. Die Art ist also ovipar. Ein entwickeltes Ei mit Eilarve stand nicht zur Verfügung.

3.3. Morphologie des Eies

Ei (Abb. 1) 730–875 µ lang, weißlich gefärbt, dorsal hartschalig; die Dicke des dorsalen Chorions beträgt 18–22 µ. Polygonale Felderung sehr stark entwickelt. Ventrales Chorion dünn, hyalin, ohne besondere Struktur. Operculum (Abb. 5) rundlich bis schwach oval, manchmal am Seitenrand etwas unregelmäßig eingebuchtet. Der Durchmesser der Öffnung variiert zwischen 75 und 110 µ; das entspricht 9–14% der Eilänge. Die Entfernung des Zentrums der Öffnung vom vorderen Pol des Eies (Micropyle) beträgt 20–31% der Eilänge. Direkt am hinteren Pol des Eies befinden sich 1–3 kleine respiratorische Krypten, die sich aber von der Grundstruktur kaum abheben und daher schwer zu erkennen sind (in der Abb. 1 nicht dargestellt).

4. *Ethilla aemula* Meig.

4.1. Material

CH: Tessin 4. 9. 72, 1 ♀; A: Bruck an der Leitha 21. 7. 57, 2 ♀♀; D: Sandhausen bei Heidelberg, 12. 8. 84, 1 ♀.

4.2. Sektionsbefund der Weibchen

Der Uterus ist kurz und kann nur 1 Ei aufnehmen. Weiter 22–25 unbefruchtete, aber ausdifferenzierte Eier befanden sich unregelmäßig verteilt in den Ovarien. Die Art ist also ovipar wie *Prosethilla kramerella*.

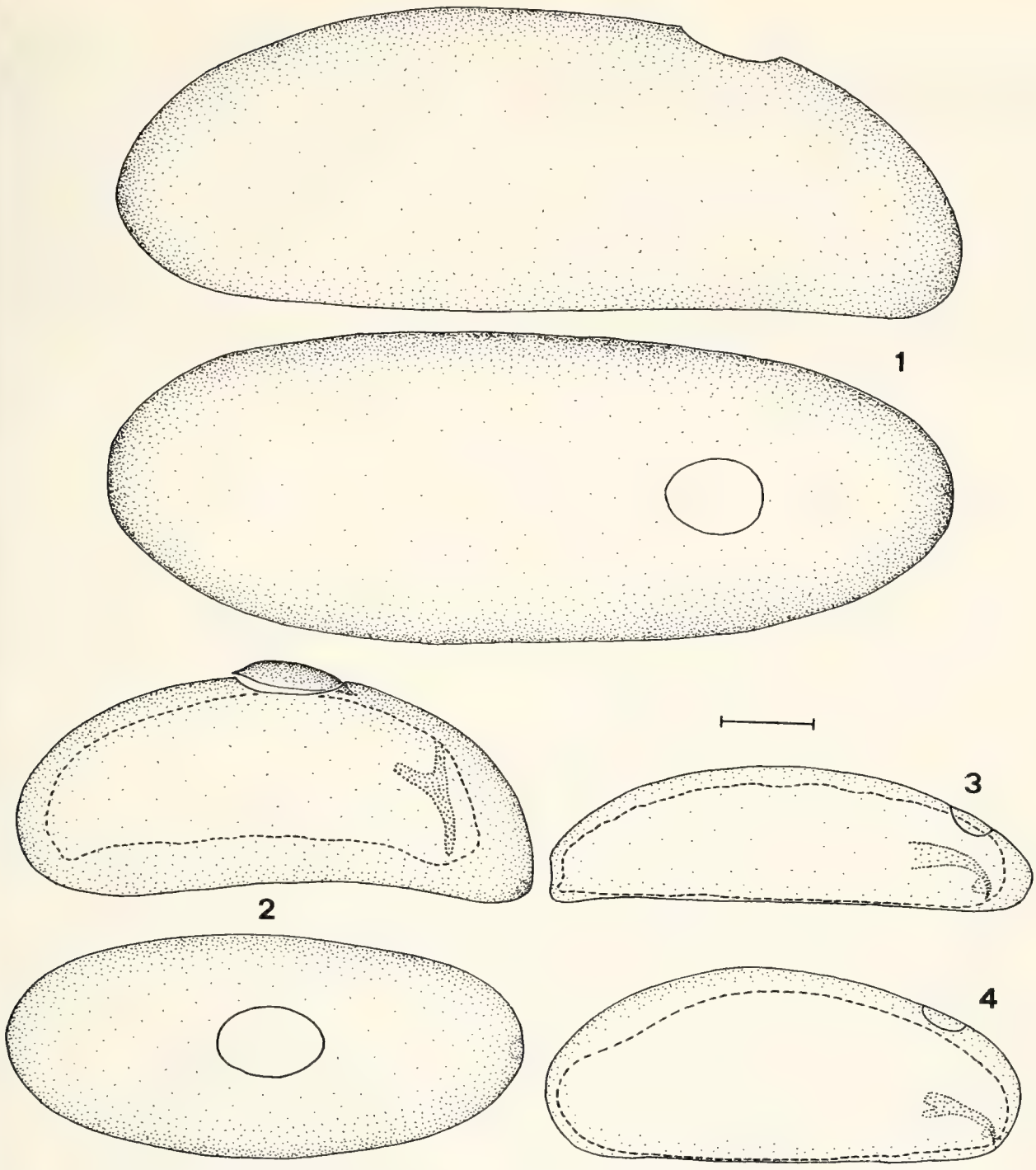


Abb. 1–4. Eier der Ethillini; Abb. 1–2 lateral und dorsal, Abb. 3–4 lateral. – 1. *Prosethilla kramerella*, Operculum abgelöst; – 2. *Ethilla aemula*, Operculum nur in der Lateralansicht gezeichnet (geringfügig abgehoben); – 3. *Paratryphera barbatula*, – 4. *Atylomyia loewi*. – Maßstrich: 0,1 mm.

4.3. Morphologie des Eies

Ei (Abb. 2) 480–550 µ lang, weißlich gefärbt, dorsal hartschalig; die Dicke des dorsalen Chorions beträgt 9–11 µ. Polygonale Felderung fein aber deutlich. Ventrales Chorion dünn, hyalin, ohne besondere Struktur. Operculum rundlich oval, Seitenrand manchmal etwas unregelmäßig eingebuchtet. Der Durchmesser der Öffnung variiert zwischen 35 µ (Exemplar aus dem Tessin) und 115 µ (Exemplar aus Sandhausen); das entspricht 7–22% der Eilänge. Die Entfernung des Zentrums der Öffnung vom vorderen Pol des Eies (Micropyle) beträgt 42–48% der Eilänge.

4.4. Morphologie der Eilarve

Es stand nur ein reifes Ei mit einer entwickelten Larve darin zur Verfügung. Dieses Ei klebte bei dem Exemplar aus Sandhausen außen am Ovipositor.

Die Eilarve (Abb. 9) besitzt 6 Reihen dorsaler Dörnchenfelder am Vorderrand der Abdominalsegmente sowie einige Dörnchen um den Bereich der Hinterstigmen. Die vorderen 5 Reihen sind dorsal in der Mitte unterbrochen (beachte die leichte Schräglage der Larve in Abb. 9; diese Ansicht zeigt die dorsale Unterbrechung nur bei den vorderen 2 Reihen). Am Thorax und ventral sind keine Dörnchen zu erkennen. Mundhaken am Vorderrand mit einigen unscharfen, schwer sichtbaren Zähnchen. Hinterstigmen vorhanden.

5. *Paratryphera barbatula* Rond.

5.1. Material

D: Bietigheim 25. 8. 74, 1 ♀; CH: Délemont 2. 8. 63; 1 ♀, Tessin 3. 8. 69, 1 ♀.

5.2. Sektionsbefund der Weibchen

In dem langen Uterus befanden sich 40–60 befruchtete Eier in einreihiger Anordnung. 60–80% der Eier enthielten eine fertig entwickelte Eilarve. Die Art ist also ovolarvipar.

5.3. Morphologie des Eies

Länge des Eies 420–560 µ. Chorion (Abb. 3) dünnhäutig, die größte Dicke beträgt 2,0–3,5 µ. Ventrales Chorion hyalin, ohne besondere Struktur. Dorsale polygonale Felderung fein, nur bei starker Vergrößerung erkennbar (Abb. 7). Operculum rundlich bis schwach oval, oft am Seitenrand unregelmäßig eingebuchtet. Es weist 35–60 kleine Vertiefungen auf (vermutlich respiratorische Krypten), die bei verschiedenen Exemplaren unterschiedlich groß sind. (Abb. 7 zeigt ein Exemplar mit besonders kleinen Krypten; die Krypten des Exemplars aus Délemont haben dagegen fast den dreifachen Durchmesser.) Der Durchmesser der Öffnung des Operculums beträgt 41–63 µ; das entspricht 9–12% der Eilänge. Die Entfernung des Zentrums der Öffnung vom vorderen Pol des Eies (Micropyle) beträgt 12–18% der Eilänge.

5.4. Morphologie der Eilarve (Abb. 10)

Thorakalsegmente 1–3 und Abdominalsegment 1 nackt. Abdominalsegmente 2–6 dorsal am Vorderrand mit einem Dörnchenband. Abdominalsegment 7 am Vorderrand mit einem dorsalen Dörnchenband wie die vorangehenden Segmente, am Hinterrand mit einem kompletten Band sehr viel feinerer Dörnchen. Abdominalsegment 8 am Vorderrand dorsal mit einem Dörnchenfeld, einigen Dörnchen um den Bereich der Stigmen sowie ventral etwa in der Mitte mit einer Dörnchenreihe. Mundhaken am Vorderrand der Biegung mit sehr feinen Zähnchen. Hinterstigmen vorhanden.

6. *Atylomyia loewi* Brauer

6.1. Material

E: Prov. Salamanca, Castillejo de Martin Viejo 16. 9. 86, 2 ♀♀; F: Vallouise 11. 7. 75, 1 ♀; Fontaine de Vaucluse 19. 6. 81, 1 ♀.

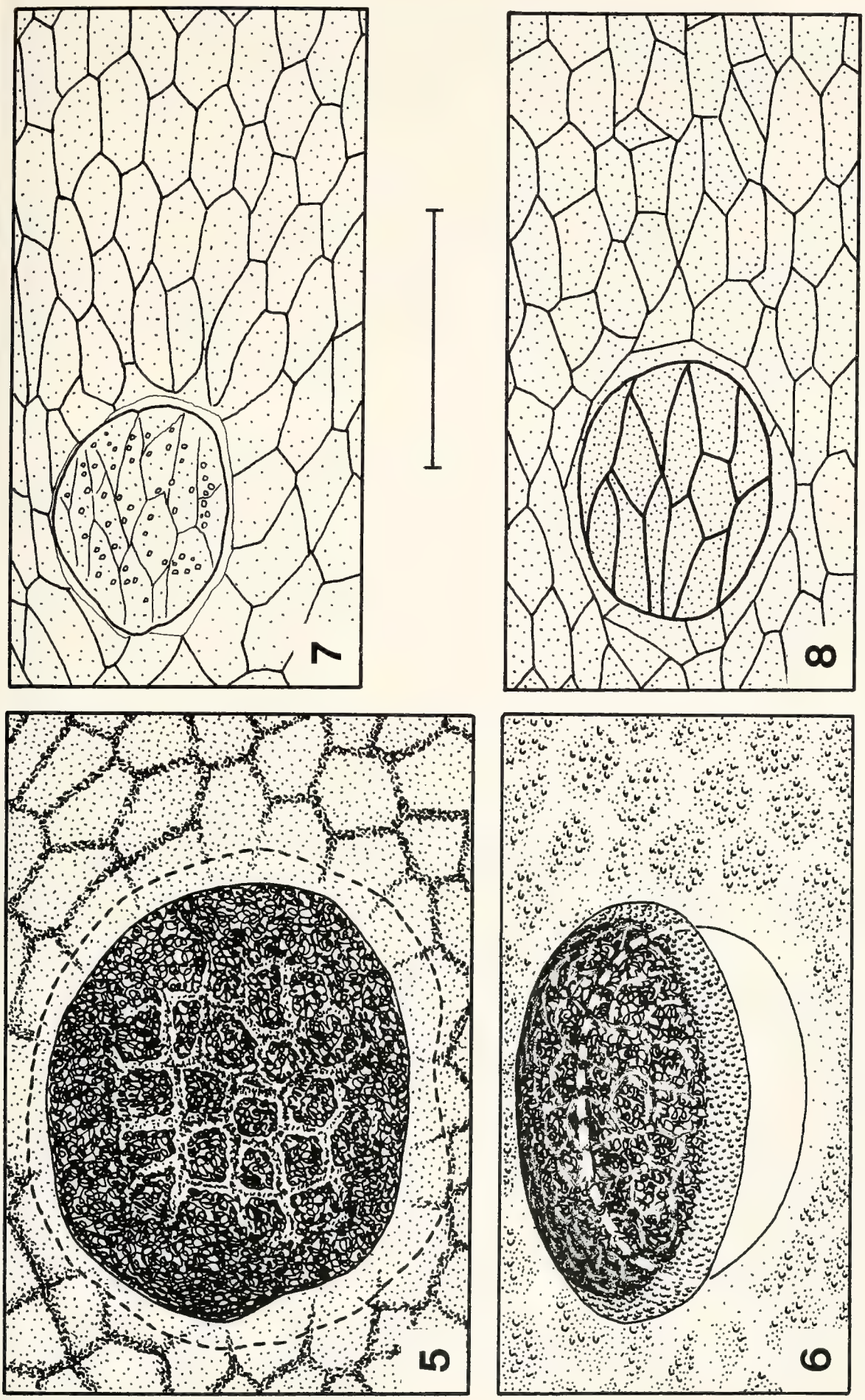


Abb. 5–8. Operculum und angrenzendes Chorion dorsal; in Abb. 6 ist das Operculum abgehoben. – 5. *Prosethilla kramerella*, die durchbrochene Linie zeigt den innen liegenden Rand des Operculums; – 6. *Ethilla aemula*, – 7. *Paratryphera barbatula*, – 8. *Atylomyia loewi*. – Maßstrich: 0,1 mm.

6.2. Sektionsbefund der Weibchen

Der Uterus enthielt 20–40 befruchtete Eier in einreihiger Anordnung. Bei den 4 untersuchten Weibchen waren in 2 Fällen die Eilarven noch gänzlich unentwickelt, bei einem Exemplar etwa die Hälfte der Larven und bei einem Exemplar alle fertig ausgebildet. Die Art ist also ovolarvipar wie die vorige.

6.3. Morphologie des Eies

Länge des Eies 410–520 µ. Chorion (Abb. 4) dünnhäutig, die Dicke des dorsalen Chorions beträgt 2,0–3,5 µ. Ventrales Chorion hyalin, ohne besondere Struktur. Dorsale polygonale Felderung fein, nur bei starker Vergrößerung erkennbar (Abb. 8). Operculum rundlich oval. Der Durchmesser der Öffnung beträgt 37–63 µ; das entspricht 7–15% der Eilänge. Die Entfernung des Zentrums der Öffnung vom vorderen Pol des Eies (Micropyle) beträgt 17–25% der Eilänge.

6.4. Morphologie der Eilarve (Abb. 11)

Thorakalsegmente 1–3 und Abdominalsegment 1 nackt. Abdominalsegmente 2–6 dorsal am Vorderrand mit einem Dörnchenband. Abdominalsegment 7 dorsal am Vorderrand mit einem Dörnchenband wie die vorangehenden Segmente, am Hinterrand mit einem kompletten Band sehr viel feinerer Dörnchen. Abdominalsegment 8 dorsal am Vorderrand mit einem Dörnchenband, das sich lateral mit wenigen, sehr viel feineren Dörnchen fortsetzt sowie einigen Dörnchen um den Bereich der Stigmen. Mundhaken am Vorderrand mit feinen Zähnchen. Hinterstigmen vorhanden.

7. Struktur und Bedeutung des Operculums

7.1. Struktur

Alle untersuchten Ethillini-Eier zeigen eine Besonderheit, die bisher nur von sehr wenigen anderen Tachinidae (siehe unten) bekannt wurde: Das dorsale Chorion weist eine Öffnung auf, die durch eine Art Deckel (Operculum) verschlossen ist (Abb. 1–8). Wenn das Ei in der oben angegebenen Weise mit Kalilauge behandelt wird, dann löst sich dieser Deckel ab. Es genügt jedoch bereits ein Aufweichen in Wasser, um den Deckel zur Ablösung zu bringen. Es ist daher zu vermuten, daß der Deckel der Ethillini-Eier auch in der Natur abgelöst werden kann und diese Erscheinung nicht nur auf die Präparationsmethode zurückzuführen ist.

Thompson (1926) hielt dies Bildung fälschlicherweise für eine „rosace micropylaire". Die Micropyle ist in Wirklichkeit viel kleiner; sie liegt ganz vorn auf der Ventralseite des Eies.

Bei dem Ethillini-Operculum handelt es sich um eine deutlich vom übrigen Chorion unterschiedene, genau angepaßte Struktur und nicht etwa – wie man zunächst annehmen könnte – einfach um eine Zone, die durch eine aufreißende oder brechende, präformierte Naht abgetrennt wird.

Bei den oviparen Gattungen mit dickem dorsalen Chorion (*Prosethilla*, *Ethilla*) besteht der Deckel aus einer rundlich ovalen Platte. Diese ist etwas dicker als das Chorion, stärker sklerotisiert, nach außen stärker gewölbt und die polygonalen Felder sind kleinflächiger und viel schwächer entwickelt als die des umgebenden Chorions. Der Rand der Platte unterscheidet sich deutlich vom zentralen Bereich

(Abb. 6). Er ist nach außen konisch verjüngt und zeigt nur eine einfache, punktierte Struktur. Dieser konische Rand paßt innen genau in den entsprechenden Rand des Chorions. Man könnte meinen, daß sich der Deckel aufgrund dieser Konstruktion nur nach innen drücken ließe. Es zeigt sich jedoch, daß sich das Operculum viel häufiger nach außen als nach innen ablöst. Vermutlich ist das Chorion elastisch genug, um eine solche Bewegung ohne Schwierigkeiten zuzulassen.

Bei den ovolarviparen Gattungen mit dünner dorsaler Eihülle (*Paratryphera, Atylomyia*) ist der Deckel nicht oder nur wenig dicker als das Chorion. Er unterscheidet sich aber sofort durch die andersartige polygonale Felderung (Abb. 7, 8) und bei *Paratryphera* zusätzlich durch sehr kleine Vertiefungen, die wohl am ehesten als respiratorische Krypten zu deuten sind. Der Rand des Deckels ist ebenfalls konisch, aber in der Oberflächenstruktur nicht wesentlich vom zentralen Bereich verschieden.

7.2. Mögliche Funktion

Die Funktion dieser Bildung bei den Ethillini ist unklar. Es bietet sich zunächst an, die Öffnung als vorgebildetes Loch zu deuten, durch das die Larve das Ei verläßt. Eine Larve vergleichbarer Größe benötigt wenigstens ein Loch von 55–55 µ Durchmesser (siehe TSCHORSNIG 1987), um sich hindurchzwängen zu können. Der Durchmesser der Öffnung der Ethillini beträgt 35–115 µ; somit dürften zumindest die Öffnungen unter 50 µ für diese Möglichkeit ausscheiden. Bei den ovolarviparen Arten würde die dünne Eihülle beim Hindurchzwängen der Larve durch die Öffnung mit Sicherheit zerreißen. Ohnehin läßt sich bei diesen Formen beobachten, daß die dünne Ventralmembran sehr leicht in der Mitte der Länge nach einreißt. Es ist daher mit hoher Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die Eihülle hier – wie bei den ovolarviparen Arten üblich – nach dem Auftrennen der ventralen Membran während der Eiablage einfach abgestreift wird.

Es bleibt also nur bei den dickschaligen Eiern der oviparen Gattungen offen, ob die Öffnung – sofern sie groß genug ist – das Austrittsloch der Larve darstellt. Auch dieser Fall ist wenig wahrscheinlich, denn die Ventralmembran ist dünn und kann mit Leichtigkeit mit dem Mundhaken durchstoßen werden. Letztlich kann nur das Studium lebenden Materials diese Frage klären.

Auf eine andere, durchaus wahrscheinliche Funktion des Operculums machte mich Dr. B. HERTING aufmerksam[1]). Zumindest bei den oviparen Arten bleibt das Ei fest auf der Wirtshaut kleben, auch nachdem die Larve geschlüpft ist. Sofern die Larve sich durch die Ventralmembran einbohrt und an Ort und Stelle eine primäre Atemöffnung in der Wirtshaut bildet (siehe HERTING 1960), dürfte der Gasaustausch erschwert sein, da er weiterhin durch das Ei erfolgen muß. Es ist daher denkbar, daß die Öffnung, die nach dem Herausfallen des Operculums entsteht, ein Atemloch für die im Wirtskörper steckende Larve darstellt. Dies kann aber gegenwärtig noch nicht überprüft werden, da die Art der Eiablage und die Entwicklung der Ethillini noch weitgehend unbekannt sind.

---

[1]) Ich danke Herrn Dr. B. HERTING (Stuttgart) für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

7.3. Verbreitung des Operculums außerhalb der Ethillini

Es sind bisher nur sehr wenige Fälle eines Operculums bei Tachiniden-Eiern bekannt. Ein Ei mit einem solchen Gebilde beschreibt zum Beispiel HAWBOLDT (1947) bei der nordamerikanischen *Bessa harvei* Tns. (= *Bessa selecta* bei HAWBOLDT). Nach seinen Beobachtungen löst sich das Operculum früher oder später fast immer ab, manchmal unterstützt von der Larve. HAWBOLDT gibt aber nicht eindeutig an, ob sich die Larve durch die entstehende Öffnung ausbohren kann oder – wie gewöhnlich – das Ei durch die Ventralmembran verläßt.

WOOD (1972) bildet die Eier von *Pseudotachinomyia* mit einem besonders differenziertem Operculum am Vorderende des Eies ab. Diese spezielle Bildung bleibt bei der Eiablage (mit Legestachel) außen, der restliche Teil des Eies steckt innen im Wirtskörper. Die Larve verläßt das Ei – nachdem sie sich herumgedreht hat – nicht durch das Operculum, sondern durch den schwach sklerotisierten, innen liegenden Teil des Eies.

Bei den Eiern von *Exorista rustica* Fall. konnte ich ebenfalls ein Operculum feststellen. Der Deckel liegt hier – wie bei *Bessa harvei* und *Pseudotachinomyia* – sehr nahe am Vorderende des Eies (weiter vorn als in Abb. 3 oder 4). Er unterscheidet sich wenig vom übrigen Chorion, ist jedoch etwas stärker gewölbt und in seinem Zentrum befindet sich eine Gruppe von 25–35 respiratorischen Krypten. Die Randstruktur entspricht dem Operculum der Ethillini, das heißt der Rand ist konisch und innen in das Chorion des Eies eingepaßt. Die Larve bohrt sich nach NIELSEN (1917) durch die Ventralmembran aus.

8. Einige Schlußfolgerungen zur Phylogenie der Ethillini

Die Ethillini lassen sich an ihren stark gewölbten Calyptrae erkennen, einem sicher abgeleiteten Merkmal, welches aber auch bei den Gynandromyiini auftritt. MESNIL (1944–1975: 774) nennt einige weitere Gattungen und Arten, bei denen dieses Merkmal in graduellen Abstufungen ebenfalls vorkommt. Es ist anzunehmen, daß die besonders stark gewölbten Calyptrae bei den Ethillini s. str. nur einmal entstanden sind; die vermuteten Konvergenzen bei den anderen Gruppen sind aber noch nicht restlos geklärt.

Sehr schwierig ist bis jetzt die Beurteilung der Bedeutung des Operculums. Die Gruppen, die bisher zur näheren Verwandtschaft der Ethillini gerechnet werden (zum Beispiel Winthemiini, Aplomyiini), besitzen – zumindest nach meinem gegenwärtigen Kenntnisstand – kein Operculum. Das Ei von *Phorocerosoma* hat ebenfalls keine Operculum (untersuchen konnte ich *P. anomala* Bar., det. MESNIL; Tansania, Msingi 1.–19. 5. 1952). Es besitzt dagegen je eine Querreihe respiratorischer Krypten im vorderen und hinteren Drittel des Eies, hat also andere Merkmale als die Eier der Ethillini s. str.

Ich vermute, daß sich das Operculum der Ethillini nur einmal entwickelt hat. Darauf deuten die nach hinten verschobene Lage hin sowie der Unterschied in der polygonalen Felderung zum übrigen Chorion. Die Frage, wie oft sich ein Operculum bei den Tachinidae im Laufe der Evolution allerdings unabhängig voneinander entwickelt hat – nach dem gegenwärtigen Stand müßte dies mehrmals geschehen sein – kann aber erst dann beantwortet werden, wenn zumindest die Eier der oviparen Arten einer gründlichen vergleichenden Analyse unterzogen worden sind.

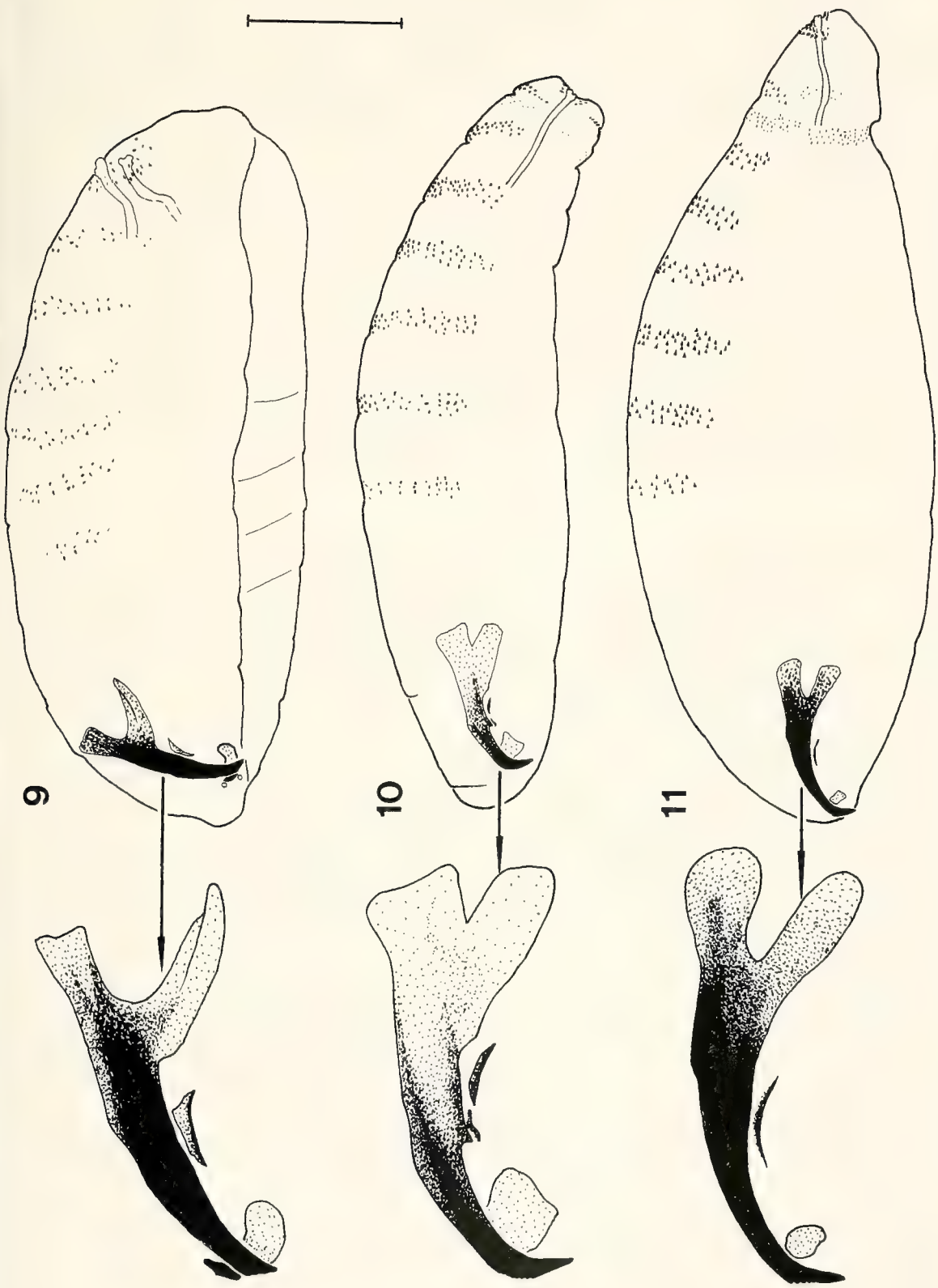


Abb. 9–11. Eilarven der Ethillini lateral; der Mundhaken ist vergrößert dargestellt. – 9. *Ethilla aemula*, – 10. *Paratryphera barbatula*, – 11. *Atylomyia loewi*. – Maßstrich: 0,1 mm.

Eine solche Analyse müßte auch der Frage der Entstehung des Operculums nachgehen. Am wahrscheinlichsten dürfte wohl die Annahme sein, daß sich der Deckel aus der Schlüpfnaht oder Bruchlinie entwickelt hat, wie sie beim Ei mancher Exoristini oder Winthemiini vorkommt. Diese vorn und seitlich am unteren Rand des Eies befindliche Naht greift manchmal in ihrem hinteren Bereich weit nach oben (zum Beispiel bei *Parasetigena* oder *Phorocera*); vergleiche hierzu etwa die aufschlußreichen Abbildungen von WOOD (1972). Es läßt sich aber vorerst auch die Möglichkeit nicht ganz ausschließen, daß sich das Operculum aus einer konzentrierten Gruppe respiratorischer Krypten (etwa wie bei *Aplomyia* oder *Gymnosoma*) differenziert haben könnte.

Auch die Reduktion der ventralen Dörnchen des 1. Larvenstadiums könnte eine Synapomorphie der Ethillini darstellen. Eine sorgfältige vergleichende Untersuchung der Larvenstadien der Tachinidae wäre aber für die Lösung dieser Frage zunächst eine unabdingbare Voraussetzung.

Innerhalb der Ethillini kristallisiert sich eine monophyletische Gruppe heraus (Gruppe *Paratryphera-Atylomyia*). Diese zwei Gattungen sind nicht nur durch einige Synapomorphien im männlichen Postabdomen ausgezeichnet (siehe TSCHORSNIG 1984), sie haben auch – wahrscheinlich in der gemeinsamen Stammgruppe – den Schritt von der Oviparie zur Ovolarviparie vollzogen.

9. Literatur

CROSSKEY, R. W. (1976): A taxonomic conspectus of the Tachinidae (Diptera) of the Oriental region. – Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Entom.) (Suppl.) **26**: 357 pp; London.

HAWBOLDT, L. S. (1947): *Bessa selecta* (Meigen) (Diptera, Tachinidae) as a parasite of *Gilpinia hercyniae* (Hartig) (Hymenoptera, Diprionidae). – Can. Ent. **79**: 84–104; Ottawa.

HERTING, B. (1960): Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae). – Monogrn angew. Ent. **16**: 1–188; Berlin.

KUGLER, J. (1971): Tachinidae of Israel IV. Description of ten new species. – Israel J. Zool. **20**: 69–88; Jerusalem.

MESNIL, L. P. (1944–1975): Larvaevorinae (Tachininae). – *In*: E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region, Teil **64g**: 1435 S.; Stuttgart.

NIELSEN, J. C. (1917): Undersogelser over entoparasitiske Muscidelarver hos Arthropoder VI. – Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. **68**: 23–36; Kopenhagen.

SHIMA, H. (1980): A new species of *Paratryphera* (Diptera, Tachinidae) parasitic on noctuid lichen feeders in Japan, with special reference to the tribe Ethillini. – Kontyu **48**: 6–14; Tokio.

THOMPSON, W. R. (1926): Recherches sur les larves des Tachinaires *Sturmia, Winthemia, Carcelia* et *Exorista*. – Annls Parasit. hum. comp. **4**: 111–125, 207–227; Paris.

TSCHORSNIG, H. P. (1984): Taxonomie forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des männlichen Postabdomens der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **383**: 1–137; Stuttgart.

– (1987): Biologie, Larval- und Genital-Morphologie von *Istochaeta hemichaeta* Brauer & Bergenstamm (Diptera: Tachinidae). – Stuttg. Beitr. Naturk. (A) **412**: 1–9; Stuttgart.

WOOD, D. M. (1972): A revision of the New World Exoristini (Diptera, Tachinidae). I. *Phorocera*, Subgenus *Pseudotachinomyia*. – Can. Ent. **104**: 471–503; Ottawa.

– (1987): Tachinidae. – *In:* J. F. MCALPINE et alii (eds): Manual of Nearctic Diptera 2 (110): 1193–1269; Ottawa.

Anschrift des Verfassers:

Dr. HANS-PETER TSCHORSNIG, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 419	74 S.	Stuttgart, 31. 10. 1988

Die Gattung *Becium* Lindley (Lamiaceae) in Afrika und auf der Arabischen Halbinsel (Teil I)

The Genus *Becium* Lindley (Lamiaceae) in Africa and on the Arabian Peninsula (Part I)

Von Oskar Sebald, Stuttgart

Mit 43 Abbildungen und 1 Tabelle

SMITHSONIAN
JAN 1 1989

Summary

The first part of a revision of the genus *Becium* Lindley (Lamiaceae) comprises, besides chapters on the history of the genus, on the discussion of the taxanomically useful characters, on the delimitation and subdivision and on the geography of the genus (with 11 dot-maps), all species with the exception of those of the *Becium obovatum*-group. The genus is divided in 3 subgenera, of which subgen. *Orthobecium* and subgen. *Monobecium* Sebald **subgen. nov.**, each with only 1 isolated species, stand opposite to the species-rich subgenus *Becium*. The subgenus *Becium* is divided in the sections *Serpyllifolium* and *Becium*. The genus exhibits its greatest diversity in south-central Africa and in northeastern tropical Africa. Newly placed in the genus is *Becium irvinei* (Morton) Sebald **comb. nov.** A new variety of *B. fimbriatum* (Briquet) Sebald var. *microphyllum* Sebald **var. nov**, is described. *Ocimum bequaertii* De Wild. is reduced to a variety as *B. fimbriatum* (Brig.) Sebald var. *bequaertii* (De. Wild.) Sebald **comb.** et **stat. nov.** In those taxa of *Becium*, in which the typical calyx form is missing, the glandular structures at the insertion of bracts and the nearly parallel anther halves should be observed as the typical characters of the genus.

Zusammenfassung

Der erste Teil einer Revision der Gattung *Becium* Lindley (Lamiaceae) umfaßt – neben den Kapiteln zur Geschichte der Gattung, der Besprechung taxonomisch brauchbarer Merkmale, zur Abgrenzung und Untergliederung der Gattung, zur Geographie (mit 11 Verbreitungskarten) – im speziellen Teil alle Arten mit Ausnahme der *Becium obovatum*-Gruppe. Die Gattung wird in 3 Subgenera gegliedert, von denen subgen. *Orthobecium* und subgen. *Monobecium* Sebald **subgen. nov.** mit nur je einer isoliert stehenden Art dem artenreichen Subgenus *Becium* gegenüber stehen. Das Subgenus *Becium* gliedert sich in die zwei Sektionen *Serpyllifolium* und *Becium*. Geographisch am mannigfaltigsten ist das Subgenus *Becium* im südlichen Zentralafrika und im nordöstlichen Afrika. Neu zu der Gattung *Becium* gestellt wird *B. irvinei* (Morton) Sebald **comb. nov.** Von *B. fimbriatum* (Briquet) Sebald wird eine neue Varietät var. *microphyllum* Sebald **var. nov.** beschrieben. *Ocimum bequaertii* De Wild. wird als Varietät eingestuft: *B. fimbriatum*

(Brig.) Sebald var. *bequaertii* (De Wild.) Sebald **comb. et stat. nov.** Bei den Sippen von *Becium*, bei denen die an sich gattungsspezifische Kelchform nicht vorhanden ist, können die Drüsengebilde an den Insertionsstellen der Brakteen und die annähernd parallelen Antherenhälften als kennzeichnende Gattungsmerkmale herangezogen werden.

Inhalt

1. Einleitung . . . 3
2. Geschichte der Gattung *Becium* in Afrika und Arabien . . . 4
3. Die Merkmale und ihre taxonomische Brauchbarkeit . . . 7
   3.1. Habitus, Lebensform, Sproß . . . 7
   3.2. Blätter . . . 8
   3.3. Haare . . . 8
   3.4. Drüsen . . . 9
   3.5. Infloreszenz . . . 9
   3.6. Calyx . . . 10
   3.7. Corolla . . . 14
   3.8. Stamina . . . 16
   3.9. Stylus, Ovar, Diskus . . . 18
   3.10. Nüßchen . . . 18
   3.11. Chromosomenzahlen . . . 19
4. Abgrenzung und Untergliederung von *Becium* . . . 19
5. Geographie der Gattung *Becium* . . . 24
6. Artengruppen und Arten der Gattung *Becium* Lindley . . . 31
   6.1. Subgenus *Orthobecium* Sebald . . . 32
      1. Becium dhofarense Sebald . . . 32
   6.2. Subgenus *Monobecium* Sebald **subgen. nov.** . . . 34
      2. Becium irvinei (Morton) Sebald **comb. nov.** . . . 34
   6.3. Subgenus *Becium* . . . 36
   6.3.1. Sect. *Serpyllifolium* Sebald . . . 36
      3. Becium ellenbeckii (Gürke) Cufodontis . . . 36
      4. Becium serpyllifolium (Forssk.) J. R. I. Wodd . . . 38
      5. Becium burchellianum (Benth.) N. E. Br. . . . 40
      6. Becium fimbriatum (Briquet) Sebald . . . 42
         a. var. *fimbriatum* . . . 45
         b. var. *angustilanceolatum* (De Wildeman) Sebald . . . 46
         c. var. *ctenodon* (Gilli) Sebald . . . 46
         d. var. *bequaertii* (De Wild.) Sebald **comb. et stat. nov.** . . . 49
         e. var. *microphyllum* Sebald **var. nov.** . . . 51
   6.3.2. Sect. *Becium* . . . 51
   6.3.2.1. *Becium filamentosum*-Gruppe . . . 51
      7. Becium filamentosum (Forssk.) Chiov. . . . 51
      8. Becium minutiflorum Sebald . . . 59
   6.3.2.2. *Becium angustifolium*-Gruppe . . . 59
      9. Becium formosum (Gürke) Chiov. . . . 59
      10. Becium verticillifolium (Baker) Cufodontis . . . 61
      11. Becium angustifolium (Benth.) N. E. Br. . . . 61
   6.3.2.3. *Becium centrali-africanum*-Gruppe . . . 65
      12. Becium centrali-africanum (R. E. Fries) Sebald . . . 65
   [6.3.2.4. *Becium obovatum*-Gruppe (folgt im zweiten Teil)]
[7. Bestimmungschlüssel der *Becium*-Arten (folgt im zweiten Teil)]
[8. Taxa excludenda (folgt im zweiten Teil)]
9. Literaturverzeichnis . . . 69
10. Index der wissenschaftlichen Pflanzennamen . . . 71

1. Einleitung

Das Ziel dieser Arbeit ist eine Revision der auf dem afrikanischen Kontinent und auf der arabischen Halbinsel vorkommenden Sippen der Gattung *Becium* Lindley. Die Sippen dieser Gattung wurden früher im allgemeinen in eine weiter gefaßte Gattung *Ocimum* L. einbezogen. Nach der Abtrennung von *Becium* und einiger weiterer Gattungen wie *Orthosiphon* und *Hemizygia* ist *Ocimum* L. heute eine eher artenarme Gattung mit wenigen, aber meist weit verbreiteten und polymorphen Arten. *Ocimum* L. ist aber wohl die am nächsten mit *Becium* verwandte Gattung. Im Laufe dieser Revision stellte sich heraus, daß die Abgrenzung der Gattung *Becium* mit Hilfe der auffälligen Kelchform, wie sie am typischsten bei *B. obovatum* zu finden it, nicht in allen Fällen möglich ist. Es kommen auch abweichende Kelchformen bei einzelnen Sippen vor, die aber auf Grund anderer, wesentlicher Merkmale trotzdem zu *Becium* zu stellen sind.

Nur eine Art, nämlich *B. filamentosum*, kommt auch außerhalb des oben beschriebenen geographischen Rahmens dieser Revision vor. Wegen der fast unglaublichen Vielgestaltigkeit mancher Art in der Wuchsform, in der Blattform und bei der Behaarung wurden aus Afrika ein Mehrfaches an Arten beschrieben als sich aus dieser Revision ergab. Einige der früheren Arten konnten als infraspezifische Taxa beibehalten werden. Lediglich eine Art, *B. minutiflorum*, war neu zu beschreiben. Ihre Belege waren entweder falsch zugeordnet oder unbestimmt. Die winzigen, unscheinbaren Blüten dieser Art mögen vielleicht daran schuld sein, daß sie lange übersehen wurde. Als Ergebnis dieser auf Herbarstudien beruhenden Revision erwiesen sich etwa 15 Arten als haltbar. Sicher werden biosystematische Untersuchungen und Beobachtungen im Gelände in Zukunft noch bessere Erkenntnisse über die Sippenstruktur besonders der weiter verbreiteten, polymorphen Arten bringen können. Auch lassen sich die Beschreibungen und die Verbreitungsangaben durch weitere Aufsammlungen besonders abseits schon gut besammelter Gebiete sicher noch verbessern.

Der erste Teil der Revision umfaßt die allgemeinen Kapitel 1.–5. Im speziellen Teil – Kapitel 6. – werden in dieser Studie alle Artengruppen mit Ausnahme der *Becium obovatum*-Gruppe behandelt. Der zweite Teil der Revision wird die *Becium obovatum*-Gruppe enthalten, ferner einen Bestimmungsschlüssel für alle *Becium*-Arten. Ebenso werden die Verbreitungskarten der Sippen der *Becium obovatum*-Gruppe im zweiten Teil enthalten sein, mit Ausnahme der Verbreitungskarten für *Becium grandiflorum* und *Becium obovatum* var. *obovatum*, die schon im Abschnitt 5 des ersten Teils enthalten sind.

Dank

Mein verbindlichster Dank gilt den Leitern und Mitarbeiter der Herbarien, die mir Belege ausgeliehen haben oder bei denen ich Einsicht in die Sammlungen nehmen konnte. Es waren dies die Herbarien (Abkürzung nach dem Index herbariorum) ALF, B, BM, BR, BREM, BRLU, C, CGE, COI, E, EA, ETH, FI, G, GB, GENT, GOET, H, HBG, K, LD, LISC, LISU, M, MPU, O, P, PRE, S, SRGH, STU, TUB, UPS, W, WAG, Z, ZT. Ferner stellte mir Herr R. H. Willemse (Dokkum, Niederlande) Belege aus seinem Privatherbar zur Verfügung. Dr. R. M. Harley half mir bei meinem Aufenthalt in Kew in mannigfacher Weise. Von Monsieur P. Bamps (Brüssel) erhielt ich die Kartengrundlagen für die Verbreitungskarten. Von den Mitarbeitern des Staatlichen Museums für Naturkunde (Stuttgart) danke ich besonders Herrn H. Lumpe für die Anfertigung der Fotografien, Herrn G. Radek und Frau K. Wissler für technische Hilfe bei der Bewältigung der umfangreichen Ausleihen.

2. Geschichte der Gattung *Becium* in Afrika und Arabien

Becium J. Lindley in EDWARDS Bot. Reg. 28, Misc.: 42 (1842); N. E. BROWN in Fl. Cap. 5, 1: 230 (1910); BROUN & MASSEY, Fl. Sudan: 357 (1929); TAYLOR in J. Bot., London, 69, suppl. 2: 146 (1931); CHIOVENDA, Fl. Somala 2:367 (1932); ANDREWS, Flow. Pl. Sudan 3:206 (1956); DUVIGNEAUD in Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 90: 220, 228, 256 (1958); LETTY, Wild Flow. Transv.:288 (1962); MORTON in J. Linn. Soc. (Bot.) 58:237 (1962); MORTON in Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2:453 (1963); CUFODONTIS, Enum. Pl. Aeth.:849 (1963); DUVIGNEAUD et PLANCKE in Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 96: 121, 130 (1963); DUVIGNEAUD in lit. cit. 96:131 (1963); COMPTON, Checklist Fl. Swazild.:67 (1966); LAUNERT & SCHREIBER in Prodr. Fl. S. W. Afr. 123:9 (1969); ROSS, Fl. Natal:306 (1972); GILLI in Ann. Naturhist. Mus. Wien 77:31 (1973); AGNEW, Upl. Kenya Wild Flow.:645 (1974); DYER, Gen. South. Afr. Flow. Pl. 1:536 (1975); COMPTON, Fl. Swazild. :512 (1976); GILL in Candollea 36:488 (1981); CRIBB & LEEDAL, Mtn. Fl. S. Tanzania : 113 (1982); CODD in Taxon 32, 3:490 (1983), nom. cons. prop.; CODD in Fl. South. Afr. 28, 4:223 (1985); TROUPIN & AYOBANGIRA in Flore du Rwanda 3:304 (1985); SEBALD in Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A., 405: 1–15 (1987). – Typus: *B. bicolor* Lindley.

Ocimum auct. pro parte: FORSKÅL, Fl. Aeg.-Arab.: 108 (1775) quoad *O. filamentosum, O. serpyllifolium*; LAMARCK, Encyc. Meth. Bot. 1: 383 (1785) quoad *O. grandiflorum*; L'HERITIER, Stirp. nov. 4:89 (1788) quoad *O. grandiflorum*; Willd., Sp. pl., ed. 4, 3:166 (1801) quoad *O. adscendens;* BENTH., Lab. gen. et sp. : 1 (1832) quoad *O. burchellianum, O. filamentosum, O. serpyllifolium, O. adscendens*; BENTH. in MEY., Comm. : 226 (1838) quoad *O. serpyllifolium, O. obovatum*; HOCHST. in Flora 28:66 (1845) quoad *O. striatum, O. helianthemifolium*; BENTH. in DC., Prodr. 12: 31 (1848) quoad *O. adscendens, O. obovatum, O. filamentosum, O. affine, O. helianthemifolium, O. burchellianum, O. hians, O. serpyllifolium, O. angustifolium;* RICHARD, Tent. Fl. Abyss. 2:175 (1851) quoad *O. filamentosum, O. affine*; VATKE in Linnaea 37: 314 (1871) quoad *O. knyanum, O. filamentosum, O. affine*; BRIQ. in Bot. Jahrb. Syst. 19: 160 (1894) quoad *O. schweinfurthii, O. hians* var. *macrocaulon* et var. *microphyllum, O. comigerum, O. fimbriatum, O. modestum, O. linearifolium* (?) [1], *O. poggeanum* (?); GÜRKE in Bot. Jahrb. Syst. 19:195 (1894) quoad *O. stuhlmannii*; GÜRKE in ENGLER, Pfl.-welt Ost-Afr. C: 349 (1895) quoad *O. obovatum, O. filamentosum, O. affine, O. stuhlmannii*, lit. cit. p. 350: *O. scoparium* (?); BAKER in Kew Bull. 1895:224 (1895) quoad *O. verticillifolium*; BRIQ. in Bull.Soc. Roy. Bot. Belg. 37:83 (1898) quoad *O. descampsii*; BRIG. in ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanz.-fam. IV/3a: 369 (1897) quoad spec. plur. sect. *Ocimodon § Hiantia*; GÜRKE in Bot. Jahrb. Syst. 26:78 (1898) quoad *O. galpinii, O. usaramense* (?); GÜRKE in Bull. Herb. Boiss., Ser. 1, 6:556 (1898) quoad *O. filiforme*; GÜRKE in Bot. Jahrb. Syst. 28:471 (1900) quoad *O. roseo-violaceum, O. rotundifolium* (?), *O. heckmannianum, O. usaramense*; HIERN, Cat. Welw. Afr. Pl. 4:848 (1900) quoad *O. hians, O. knyanum, O. modestum, O. huillense*; BAKER in Fl. Trop. Afr. 5: 334 (1900) quoad *O. linearifolium* (?), *O. poggeanum* (?), *O. modestum, O. stuhlmannii, O. fimbriatum O. affine, O. schweinfurthii, O. usaramense* (?), *O. descampsii, O. filamentosum, O. capitatum, O. punctatum, O. knyanum, O. verticillifolium*; MOORE in J. Bot. London 38:463 (1900) quoad *O. randii*; GÜRKE in Bot. Jahrb. Syst. 30:400 (1901) quoad *O. decumbens, O. obovatum*; BRIQ. in Bull. Herb. Boiss., Ser. 2, 3: 980 (1903) quoad *O. stenoglossum, O. polycladum, O. rautanenii, O. fissilabrum*; GÜRKE in Bot. Jahrb. Syst. 38: 172 (1906) quoad *O. ellenbeckii, O. pumilum, O. formosum*; WRIGHT in Kew Bull. 1907: 54 (1907) quoad *O. odontopetalum*; GÜRKE in Bot. Jahrb. Syst. 41:321 (1908) quoad *O. formosum, O. ellenbeckii, O. pumilum, O. neumannii* (?); MOORE in J. Linn. Soc., Bot., 40:170 (1911) quoad *O. odontosepalum*; PERKINS in MILDBRAED, Wiss. Ergebn. Deutsch. Zentr. Afr. Exp. 1907–1908: 546 (1913) quoad *O. mildbraedii*; FRIES, Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod.-Kongo Exp. 1911–12, 1:285 (1916) quoad *O. odontopetalum, O. huillense, O. cameronii, O. centrali-africanum*; DE WILDEMAN, Contr. Fl. Kat. :179 (1921) quoad *O. angustilanceolatum, O. bequaertii, O. filamentosum, O. fimbriatum, O. homblei, O. ringoeti*; DE WILDEMAN in Ann. Soc. Sci. Brux. 41: 14 (1922) quoad *O. angustilanceolatum, O. homblei, O. kapiriense, O. ringoeti, O. vanderystii, O. filamentosum*; ROBYNS & LEBRUN in Rev. Zool. Bot. Afr. 16: 366 (1928) quoad *O. elskensii, O. katangense, O. rubrocostatum, O. urundense*; MORTON in J. Linn. Soc. London (Bot.) 58: 266 (1962) quoad *O. irvinei*; MORTON in Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 2:451 (1963) quoad *O. irvinei*.

[1] Von den mit (?) versehenen Namen konnte ich bis jetzt keine Typen oder anderes authentisches Material einsehen, doch legte die Beschreibung eine Zuordnung zu *Becium* nahe.

Orthosiphon auct. pro parte: BAKER in Kew. Bull. 1895: 72 (1895) quoad *O. cameronii*; BAKER in Kew Bull. 1895: 184 (1895) quoad *O. comosum*; BAKER in Fl. Trop. Afr. 5:365 (1900) quoad *O. cameronii, O. kirkii*; TAYLOR in J. Bot. (London), Suppl. 2: 151 (1931) quoad *O. angolensis*.

Hemizygia auct. pro parte: HIERN, Cat. Afr. Pl. Welwitsch 4:852 (1900) quoad *H. tuberosa (?)*.

LINDLEY stellte 1842 die Gattung *Becium* an Hand einer Pflanze auf, deren Samen aus Äthiopien stammte. Die Samen hatte die Horticultural Society aus Paris erhalten. LINDLEY glaubte eine noch nicht beschriebene Pflanze vor sich zu haben, die zu keiner der bisher bekannten Gattungen der „Ocymoideous Labiate plants" paßte. Er übersah, daß seine Sippe längst als *Ocimum grandiflorum* von LAMARCK (1785) beschrieben war und stellte die neue Art *Becium bicolor* auf. Die Typusart ist also identisch mit *Becium grandiflorum* (Lamarck) Pichi-Sermolli. Auch einige weitere zu *Becium* zu stellende Arten sind schon vor 1842 unter *Ocimum* beschrieben worden.

Die ältesten Namen finden sich bei FORSSKÅL (1775) für die beiden aus dem Yemen stammenden Arten *Ocimum filamentosum* und *O. serpyllifolium*. WILLDENOW (1801) beschreibt mit *Ocimum adscendens* die einzige Art von *Becium*, die auch in Indien vorkommt. Die ersten Arten aus Afrika beschreibt BENTHAM (1832) mit *O. burchellianum* und in MEYER (1838) mit *O. obovatum*, beide aus Südafrika. Die beiden von HOCHSTETTER in KRAUSS (1845) beschriebenen Arten *Ocimum striatum* und *O. helianthemifolium* aus Südafrika erweisen sich später als identisch mit *O. obovatum* und *O. burchellianum*.

Der von LINDLEY aufgestellte Gattungsname *Becium* bliebt zunächst weitgehend unbeachtet. Auch nach 1842 wurden eine ganze Reihe weiterer Arten unter *Ocimum* beschrieben, obwohl sie zu *Becium* gehören.

BENTH. in DC. (1848: 36) betrachtet *Becium bicolor* als Synonym von *Ocimum filamentosum* Forssk. BENTHAM faßt aber erstmals die *Ocimum*-Arten mit der eigenartigen Kelchform (Abschnitt 3.6.), die LINDLEY (1842) veranlaßte, *Becium* als eigene Gattung aufzustellen, unter dem Gruppennamen „*Hiantia*" innerhalb seiner Section *Ocimodon* von *Ocimum* zusammen (Kapitel 4.). Diese Einordnung übernimmt auch BRIQUET (1897).

Selbst als N. E. BROWN in Flora capensis (1910) den Gattungsnamen *Becium* wieder aufnahm und 3 Arten, nämlich *O. obovatum, O. burchellianum* und *O. angustifolium* zu *Becium* überführte und *O. galpinii* und *O. hians* zu Varietäten von *B. obovatum* reduzierte, wurden weitere, an sich zu *Becium* gehörende Sippen zuerst als *Ocimum*-Arten beschrieben. In neuester Zeit wird *Becium* allerdings nur noch selten in *Ocimum* einbezogen, so von CRAMER in Flora of Ceylon 3:117 (1981).

CODD (1983) hat den Namen *Becium* Lindley (1842) als nomen conservandum vorgeschlagen, da er eventuell als jüngeres Homonym zu *Bechium* A. P. de Candolle (1836) aufgefaßt werden könnte. *Bechium* A. P. de Candolle basiert auf zwei Arten aus Madagaskar, die schon von BENTHAM & HOOKER (1873) in die Gattung *Vernonia* (Asteraceae) einbezogen wurden. Seither wurde dieser Name nicht mehr aufgenommen. Beide Namen *Becium* und *Bechium* werden vom griechischen Bekion oder Bechion abgeleitet, dem Namen einer Pflanze, die im Alterum bei Brustbeschwerden verwendet wurde. Nach LINDLEY (1842) ist Bekion ein alter Name für Salbei („sage"). A. P. DE CANDOLLE erklärt *Bechium* als „nomen apud Plinium olim Tussilagim impositum admisi". Wie öfters sind die alten Namen nicht eindeutig auf eine bestimmte Art zu beziehen.

Als Erster nach N. E. Brown (1910) kombiniert Chiovenda (1919:162) wieder eine *Ocimum*-Art zu *Becium* um, nämlich *O. filamentosum* Forsskål. N. E. Brown ex Broun & Massey (1929:357) folgen mit Umkombinationen von *Ocimum knyanum* Vatke und *O. schweinfurthii* Briq. Taylor (1931:146–147) beschreibt neu *Becium ternatum* aus Angola und kombiniert *Ocimum modestum* Briq. um.

Chiovenda (1932:367) kombiniert *Ocimum affine* Hochst. ex Benth. in DC. um und beschreibt die var. *cyclophyllum* neu aus Somalia. Chiovenda ex Lanza (1939:185) kombiniert *Ocimum pumilum* Gürke um.

Pichi-Sermolli (1950:337) kombiniert *Ocimum grandiflorum* Lamarck aus Äthiopien um und trennt diese Sippe als eigene Art von *B. filamentosum* ab.

Verdcourt (1952:364) beschreibt aus Tansania neu die arbusculär behaarte Art *Becium albostellatum*.

Duvigneaud (1958:220, 228, 256) beschreibt aus Katanga von Schwermetallstandorten vier neue *Becium*-Arten, nämlich *B. thymifolium, B. hirsutissimum, B. metallorum* und *B. aureoviride*. Duvigneaud & Plancke (1959:239) kombinieren *Ocimum hombleí* De Wildeman zu *Becium* um und beschreiben in Duvigneaud & Denaeyer-De Smet (1963:121, 130) ebenfalls von Schwermetallstandorten in Katanga die beiden neuen Arten *Becium peschianum* und *B. ericoides*. Ferner beschreibt Duvigneaud (1963:131) noch die neue Art *Becium empetroides*.

Cufodontis (1963:849–850) kombiniert folgende in Äthiopien bzw. Somalia vorkommende *Ocimum*-Arten zu *Becium* um: *O. ellenbeckii* Gürke, *O. neumannii* Gürke. *O. verticillifolium* Baker. Die Umkombination von *Ocimum stirbeyi* Schweinf. & Volkens zu *Becium* ist unberechtigt, da diese Sippe zu der Gruppe der *Basilica* in *Ocimum* sect. *Ocimodon* gehört. Ferner ordnet Cufodontis *Becium knyanum* (Vatke) N. E. Br. ex Broun & Massey als Varietät *Becium obovatum* zu. Das gleiche gilt für die Sippe, die von Bentham (1838:226) als *O. serpyllifolium* var. *glabrius*, später (1848: 36) als *O. hians* bezeichnet wurde.

Gilli (1973:31) beschreibt aus Tansania die neue Art *B. ctenodon*.

Agnew (1974:646) kombiniert *Ocimum capitatum* Baker zu *Becium* um. Er beschreibt als *Becium* sp. A und C zwei noch unvollständig bekannte Sippen aus Kenya. Seine sp. A hat sich als identisch mit *Becium filamentosum* (Forssk.) Chiov. erwiesen.

Cribb in Cribb & Leedal (1982:113) kombiniert *Orthosiphon cameronii* Baker zu *Becium* um.

J. R. I. Wood (1983:602) kombiniert *Ocimum serpyllifolium* Forssk. zu *Becium* um.

Sebald (1987) beschreibt mit *B. minutiflorum* eine neue Art, stellt *Orthosiphon comosus* Baker als *Becium dhofarense* (nomen novum) zu *Becium*. Ferner kombiniert er *Ocimum centrali-africanum* Fries und *Ocimum fimbriatum* Briquet zu *Becium* um, ebenso *Ocimum angustilanceolatum* De Wild. unter Reduktion zu einer Varietät von *Becium fimbriatum*. *B. ctenodon* Gilli wird ebenfalls zu einer Varietät von *B. fimbriatum* reduziert.

Einige nicht publizierte Umkombinationen von *Ocimum*- und *Orthosiphon*-Sippen fanden sich auf Herbaretiketten vermerkt, so von *Orthosiphon comosus* Baker, *Orthosiphon kirkii* Baker, *Ocimum punctatum* Baker. Es war aber nur für einen Teil dieser provisorischen Umkombinationen nötig, sie gültig zu machen. Ein anderer Teil der Sippen erwies als konspezifisch mit schon unter *Becium* geführten Sippen. Das gleiche gilt auch für eine ganze Reihe weiterer, unter *Ocimum*, vereinzelt auch für unter *Orthosiphon* geführter Sippen. Für eine Reihe von Namen waren keine Typusbelege mehr auf-

findbar. Diese Namen wurden – soweit möglich – ex descriptione in der obigen Auflistung (S. 4) *Becium* zugeordnet und mit einem Fragezeichen versehen. Während die Zuordnung zu *Becium* vor allem auf Grund der auffälligen Kelchform aus der Beschreibung oft ziemlich gut möglich war, ist eine Zuordnung zu bestimmten *Becium*-Sippen oft schwierig oder unmöglich.

3. Die Merkmale und ihre taxonomische Brauchbarkeit

3.1. Habitus, Lebensform, Sproß

Die Gattung umfaßt vor allem kleine bis mittelgroße, ± reich verzweigte Sträucher, Halbsträucher und perennierende Pflanzen mit meist mehreren krautigen, relativ wenig verzweigten oberirdischen aufsteigenden bis aufrechten, selten niederliegenden Trieben aus einem holzigen, bis zu 10 cm dicken Wurzelstock. Letztere Lebensform ist als Anpassung an saisonale Einflüsse (Trockenheit, Brand) parallel in mehreren systematischen Gruppen der Gattung wohl aus halbstrauchigen Formen entstanden. Nicht selten kann man auch an Herbarbelegen die abgebrannten Stummel der vorjährigen Triebe erkennen. In der Sektion *Serpyllifolium* ist *B. fimbriatum* ein Vertreter dieser Lebensform. In der Sektion *Becium* ist besonders *B. obovatum*, aber auch *B. angustifolium* dieser Lebensform zuzurechnen. Sie hat sich offenbar besonders in den Savannen- und Grasland-Gebieten mit regelmäßigen Bränden während der Trockenzeit verbreitet. Beim Ausbleiben von Bränden dürften sich diese Pflanzen wohl zu halbstrauchigen, reicher verzweigten Formen entwickeln. Wenn keine weiteren Unterscheidungsmerkmale vorhanden sind, darf eine unterschiedliche Wuchsform nicht überbewertet werden.

Nur bei der *Becium filamentosum*-Gruppe kommen annuelle Pflanzen vor.

In Gebieten mit feuchterem Klima einerseits oder mit noch trockenerem Klima, das keine geschlossene, brennbare Vegetationsdecke mehr zuläßt, kommen die eher strauchigen bis halbstrauchigen Sippen vor. Bei Sippen der ariden Gebiete, besonders bei *B. filamentosum*, scheinen annuelle, basal etwas verholzende Pflanzen stufenlos in mehrjährige Halbsträucher überzugehen, so daß auch hier die Lebensform ohne weitere diagnostisch nützliche Merkmale nur mit großer Vorsicht zur Sippentrennung herangezogen werden kann.

Die Höhe von *Becium*-Pflanzen kann zwischen 0,1 bis 3,0 m schwanken.

Der krautige Stengel oder Trieb ist stumpf vierkantig mit meist rinnig vertieften Seitenflächen. Die Länge der Internodien kann absolut und relativ zur Blattlänge selbst an der gleichen Pflanze so stark schwanken, daß allgemeine Maßangaben wenig sinnvoll sind. Bei einzelnen Sippen bilden sich in den Blattachseln stark gestauchte beblätterte Kurztriebe, so daß Blatt-Scheinquirle entstehen, welche zum Beispiel die *B. angustifolium*-Gruppe auch habituell ganz gut kennzeichnen. Wie für Lamiaceae üblich, sind die Blätter in der Regel gegenständig. Doch findet man nicht selten – in den höheren Lagen Angolas sogar gehäuft – Pflanzen mit Dreier-Wirteln, die sonst weitgehend mit *B. obovatum* übereinstimmen. Diese Dreierwirtel setzen sich auch in der Infloreszenz fort, so daß dann neunblütige Scheinquirle entstehen. Ohne Kombination mit weiteren diagnostischen Merkmalen ist die ternate Blattstellung in *Becium* aber taxonomisch bedeutungslos.

3.2. Blätter

Die Blätter sind exstipulat, ungeteilt, ganzrandig oder gesägt bis gezähnt, spitz oder stumpf, an der Basis vorwiegend keilförmig, selten abgerundet, sehr selten sogar schwach herzförmig, sitzend oder kurz, selten auch lang gestielt. Die Form der Lamina schwankt zwischen linear bis fast kreisrund, doch herrschen verkehrt-lanzettliche, verkehrt-eiförmige oder verschieden breite elliptische Formen vor.

Die Form der Blätter variiert oft am gleichen Trieb. Die basalen Blätter sind relativ breiter und öfters etwas länger gestielt als die oberen. Sippen mit breiteren Blättern neigen eher zur Ausbildung eines deutlicheren Blattstieles.

Die Blätter sind meist krautig bis etwas lederig oder schwach sukkulent. Ihre Länge schwankt vorwiegend zwischen 1–10 cm.

Es sind meist 2–6 Seitennerven vorhanden, die wenig oder nur mäßig hervortreten. Die Art der Nervatur bietet wenig diagnostisch brauchbare Merkmale bei *Becium* mit Ausnahme von *B. centrali-africanum*, wo die basalen Nerven auffallend weit und oft fast bogig-parallel zur Spitze vorlaufen. Diese Art ist daher oft schon an der Blattnervatur zu erkennen (Abb. 1).

3.3. Haare

Die Haare sind bei den meisten Arten einfach und mehrzellig, doch kommen vermischt mit einfachen Haaren auch mehr oder weniger stark verzweigte Haare bei manchen Sippen und vor allem in manchen geographischen Bereichen vor, ohne daß dies auch mit anderen, diagnostisch nützlichen Merkmalen gekoppelt wäre, so daß man in diesem Fall wohl höchstens den Varietätsrang anwenden kann. Andererseits gibt es auch Sippen, bei denen bäumchenartig verzweigte Haare dominieren, wie bei *B. albo-*

Abb. 1. Vergleich der Blattaderung von *B. centrali-africanum* (links) und *B. obovatum* (rechts). – Maßstab: 5 cm.

stellatum und einigen weiteren Sippen vor allem aus dem südlichen Zentralafrika (Zaire, Zambia).

Kurze Haarlängen unter 0,5 mm herrschen vor. Über 1,0 mm lange Haare sind recht selten. Manchmal findet man am gleichen Stengel zwei sehr unterschiedliche Haarlängen, so bei *B. obovatum* aus Angola sehr kurze (0,1 mm) und lange (ca. 1,0 mm).

Die Dichte der Behaarung schwankt zwischen fast kahl bis tomentos, doch herrscht schwache bis mäßige Behaarung vor. Die Variationsbreite der Behaarungsdichte ist in der gleichen Sippe beträchtlich und nur ausnahmsweise taxonomisch verwendbar. Auffällig ist die Behaarung einzelner Organe. So ist bei *B. centrali-africanum* der Kelch seitlich dicht wollig-filzig behaart. Die manchmal in der Literatur schon als Gattungsmerkmal herangezogene dichte, weiße Bewimperung des seitlichen Kelchrandes ist nicht immer so deutlich vorhanden. Behaart sind außer Stengeln und Blättern auch Blütenstiele, Kelche und sogar die Außenseiten der Corollalippen, gewöhnlich in Dichte und Haartyp der Behaarung der ganzen Pflanze entsprechend.

3.4. Drüsen

Die punktförmigen Labiatendrüsen sind auf den Blättern stets unterseits und oberseits reichlich vorhanden und von gelblicher bis brauner Farbe. Auch am jungen Stengel, auf den Außenseiten von Kelch und Corollalippen sind sie vorhanden. Taxonomisch brauchbare Unterschiede konnten nicht festgestellt werden.

Drüsenhaare mit meist nur 0,1–0,2 mm langen Stielen findet man entlang der Infloreszenzachse bei einigen Arten, wie bei *B. ellenbeckii, B. fimbriatum, B. obovatum*.

3.5. Infloreszenz

Die Infloreszenz ist ein vom vegetativen Unterbau deutlich abgesetzter, aus mehreren bis vielen, sechsblütigen, nur bei *B. irvinei* zweiblütigen Scheinquirlen bestehender terminaler Thyrsus. Die Infloreszenz kann aus den oberen Blattachseln durch blühende Seitentriebe bereichert sein. Bei ± strauchförmigen Sippen wird die ältere, terminale Infloreszenz durch die jüngeren Infloreszenzen an den Spitzen der Seitentriebe übergipfelt. Letztere gehören dann wohl häufig schon der nachfolgenden Vegetationsperiode an.

Die Scheinquirle sind anfangs im oberen Teil der Infloreszenz oft noch dicht gepackt, strecken sich bis zur Fruchtreife oft beträchtlich auseinander. Obwohl die Länge und Dichte der Infloreszenz sehr variabel ist, kann sie bis zu einem gewissen Grad doch zur Unterscheidung von Sippen herangezogen werden, so von *B. obovatum* und *B. filamentosum*. Die subfloralen Internodien können bei einigen Sippen ± verlängert sein.

Die Brakteen sind meist unauffällig, linear-lanzettlich und fallen schon sehr früh ab. Nur an der Spitze der Infloreszenz sind sie als kleiner Schopf zur Blütezeit noch vorhanden. Selten sind die Brakteen größer und auffälliger wie bei *B. formosum*. Der Schopf bei dieser Sippe erinnert in gewisser Weise an manche Arten der Gattung *Hemizygia*.

Um die Insertionsstelle der abgefallenen Brakteen bleibt ein meist napfförmiges, bräunliches Drüsengebilde zurück. Diese napfförmigen Drüsen scheinen ein gutes, durchgehendes Gattungsmerkmal für *Becium* zu sein (Kap. 4.). Bisher konnten vergleichbare Gebilde nur noch bei der in Somalia und im östlichen Äthiopien vorkommenden Art *Ocimum jamesii* Sebald beobachtet werden, bei der sie nicht nur an den

Insertionsstellen der Brakteen, sondern auch an denen der oberen Laubblätter vorkommen. Nach Beobachtungen von E. P. Phillips (auf Beleg 3011 in K) bei *B. obovatum* „ants are always found on this species attracted by the glands at the base of the flowers". Über die sonstige Funktion dieser Drüsengebilde scheint aber noch nichts bekannt zu sein.

Die drei- (selten ein-) blütigen Partialinfloreszenzen (Cymen) sind ungestielt. Brakteolen fehlen. Die Pedicelli sind kurz, selten über 5 mm lang, ziemlich steil aufwärts abstehend, an der Spitze gekrümmt. Die Kelche sind daher ± abwärts geneigt. Im Querschnitt sind die Pedicelli auffällig adaxial-abaxial abgeflacht. Sie verbleiben auch nach dem Abfallen der Kelche an der Infloreszenzachse.

3.6. Calyx

Bei der Gattung *Becium* ist der im Prinzip 5zähnige Calyx wie bei einer ganzen Reihe von Gattungen der Lamiaceae-Unterfamilie Ocimoideae zweilippig ausgebildet. Die breite, abgerundete oder kurzspitzige Oberlippe wird vom adaxialen (oberen) Kelchzahn allein gebildet. Die Unterlippe wird von den beiden seitlichen und den beiden abaxialen (unteren) Kelchzähnen in etwas unterschiedlicher Weise bei verschiedenen Artengruppen der Gattung *Becium* gebildet.

Der Rand der Oberlippe läuft als Flügel noch ein Stück am kurzen, campanulaten Kelchtubus herab. Solche herablaufenden Ränder der Kelchoberlippe kommen bei mehreren Gattungen der Ocimoideae vor, so bei *Ocimum, Orthosiphon, Hemizygia, Thorncroftia, Endostemon*.

Um die Beschreibung des Calyx zu vereinfachen, werden im folgenden die Kelchzähne und -rippen nach folgendem Schema bezeichnet:

A adaxialer (oberer) Zahn (= Oberlippe),
BB' Rippen und Sinus zwischen A und CC',
CC' seitliche Kelchzähne (links bzw. rechts),
DD' Rippen und Sinus zwischen CE bzw. C'E',
EE' abaxiale (untere) Kelchzähne (links bzw. rechts),
F Rippe und Sinus zwischen E und E'.

Zwischen Blüte und Fruchtreife vergrößert sich der Kelch beträchtlich. Die Länge ausgereifter Kelche schwankt bei *Becium* zwischen 5 und 14 mm. Die Kelche sind zur Blütezeit relativ weich und krautig, reif hart bis strohig und im oberen Teil (besonders die Oberlippe) dann deutlich netzadrig. Die Beschreibung bezieht sich bei den Kelchen auf den ausgewachsenen Zustand.

Die Ausformung der Kelchunterlippe weicht bei den meisten *Becium*-Arten in sehr typischer Weise von derjenigen anderer Ocimoideae-Gattungen ab. Als am weitesten spezialisiert oder abgeleitet muß die Ausformung gelten, die man bei *B. obovatum* und den mit dieser Art näher verwandten Sippen (Sect. *Becium*) findet. Diese im folgenden als *B. obovatum*-Typ bezeichnete Form wird seit Lindley (1842) als diagnostisch wichtigstes Gattungsmerkmal in der Literatur angegeben. Allerdings ist dabei zu beachten, daß es einige *Becium*-Arten gibt, die diese Kelchausformung des *obovatum*-Typs nicht besitzen, aber wegen der übrigen Merkmalskombination zu *Becium* gestellt werden müssen.

Beim *obovatum*-Typ (Abb. 2, 3) sind die seitlichen Kelchzähne (CC') völlig asymmetrisch entwickelt. Ihre adaxiale Schulter ist sehr stark verbreitert und bildet den fast abgestutzten bis leicht S-förmig geschwungenen seitlichen Kelchrand. Dieser seitliche Kelchrand ist ganzrandig oder leicht gezähnelt durch die Spitzen adaxialer Seitenadern

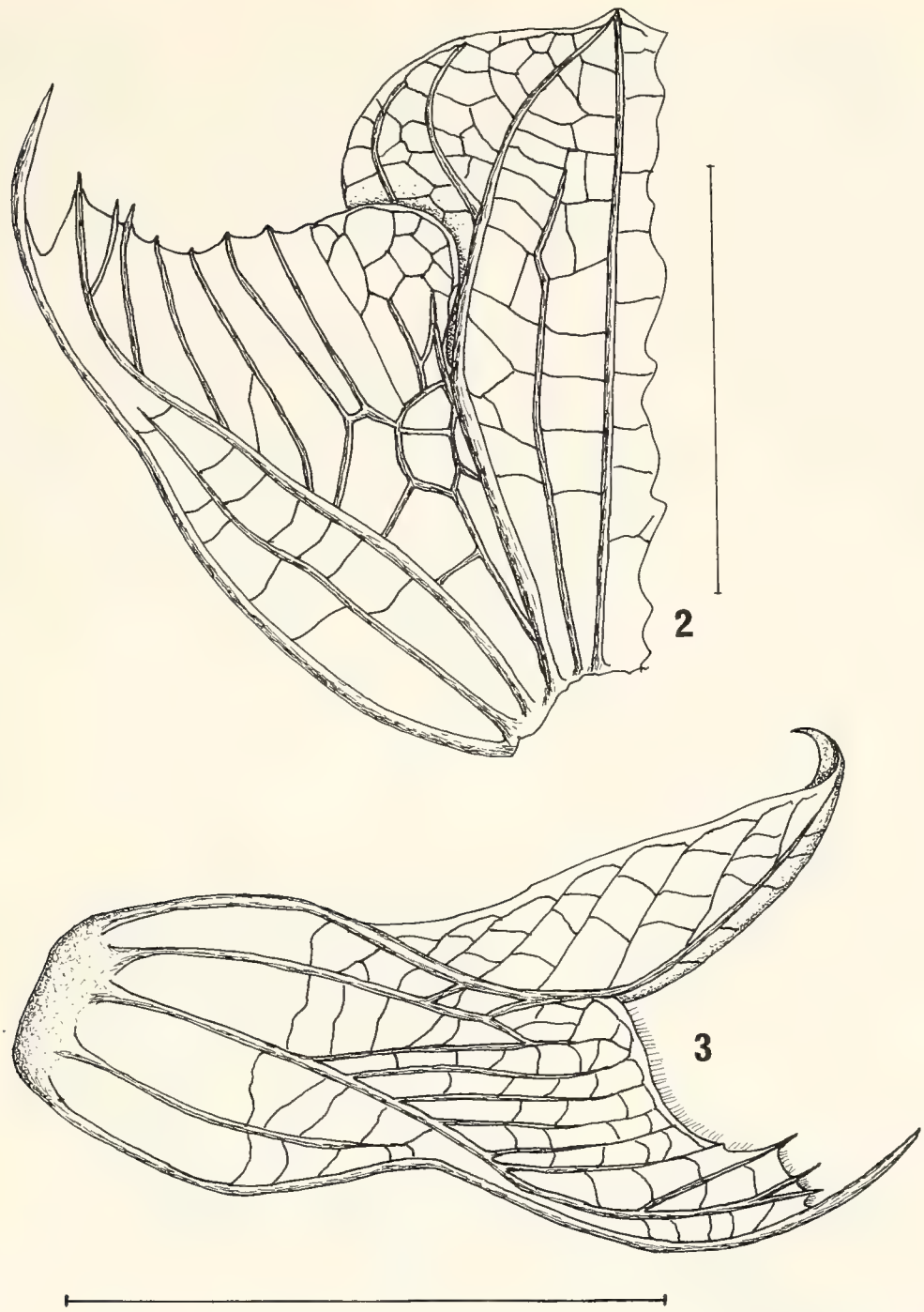


Abb. 2–3. Calyces. – 2. *B. obovatum* var. *galpinii* (RICHARDS 22579), eine Hälfte von innen und ausgebreitet; – 3. *B. filamentosum* (SEILER 86/090), von außen von der Seite betrachtet. – Maßstäbe: 5 mm.

der Kelchrippen C bzw. C'. Die Spitze der Kelchrippen C und C' hebt sich wenig heraus und ist meist nur durch einen winzigen Sinus von den unteren Kelchzähnen getrennt. Die abaxialen Seitenadern von C und C' sind nicht entwickelt. Die Rippen D bzw. D' gehen nicht bis zum Kelchrand durch. Die beiden unteren Kelchzähne EE' bilden eine kräftige, oft etwas einwärts gerichtete Doppelpfrieme, die den seitlichen Kelchrand deutlich überragt. Die Rippen E und E' sind an der Basis der pfriemlichen Spitzen oft verwachsen und weichen basal wieder auseinander. Die Rippe F erreicht nur 1/2–2/3 der Kelchlänge.

Beim *obovatum*-Typ bilden die seitlichen Kelchränder einen medianen, schlitzartigen Verschluß des Kelchtubus. Das abgerundete bis öhrchenartige, adaxiale Ende des

seitlichen Kelchrandes biegt sich um und legt sich der Innenseite der Oberlippe an. Man darf wohl annehmen, daß der geschilderte *obovatum*-Typ eine spezielle Anpassung für den Schutz oder für das Ausstreuen der Nüßchen zum geeigneten Zeitpunkt darstellt. Bemerkenswert ist, daß die Nüßchen angefeuchtet verschleimen. In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, daß in der Gattung *Ocimum* bei *O. gratissimum* und verwandten Arten ein transversaler Verschluß des Kelchtubus durch Hochklappen der beiden unteren Kelchzähne zustande kommt. Die Nüßchen verschleimen bei dieser Artengruppe allerdings nicht.

Pflanzen mit dem *obovatum*-Typ des Kelches sind sicher zu *Becium* zu stellen. Es gibt jedoch einige Sippen mit abweichendem Kelchtyp, die wegen ihrer übrigen Merkmale aber trotzdem *Becium* zugeordnet werden müssen. Der am wenigsten spezialisierte und bei anderen, verwandten Gattungen wie *Ocimum* und *Orthosiphon* ebenfalls anzutreffende Typ hat eine deutlich vierzähnige Unterlippe. Die beiden seitlichen Zähne sind dabei meist breiter dreieckig, oft schon etwas asymmetrisch, aber durch eine deutliche Bucht von den meist etwas schmäleren und längeren beiden unteren Zähnen getrennt. Diese sind unter sich ebenfalls durch eine deutliche Bucht getrennt. Die Tubusöffnung ist nicht durch den Kelchrand verschlossen.

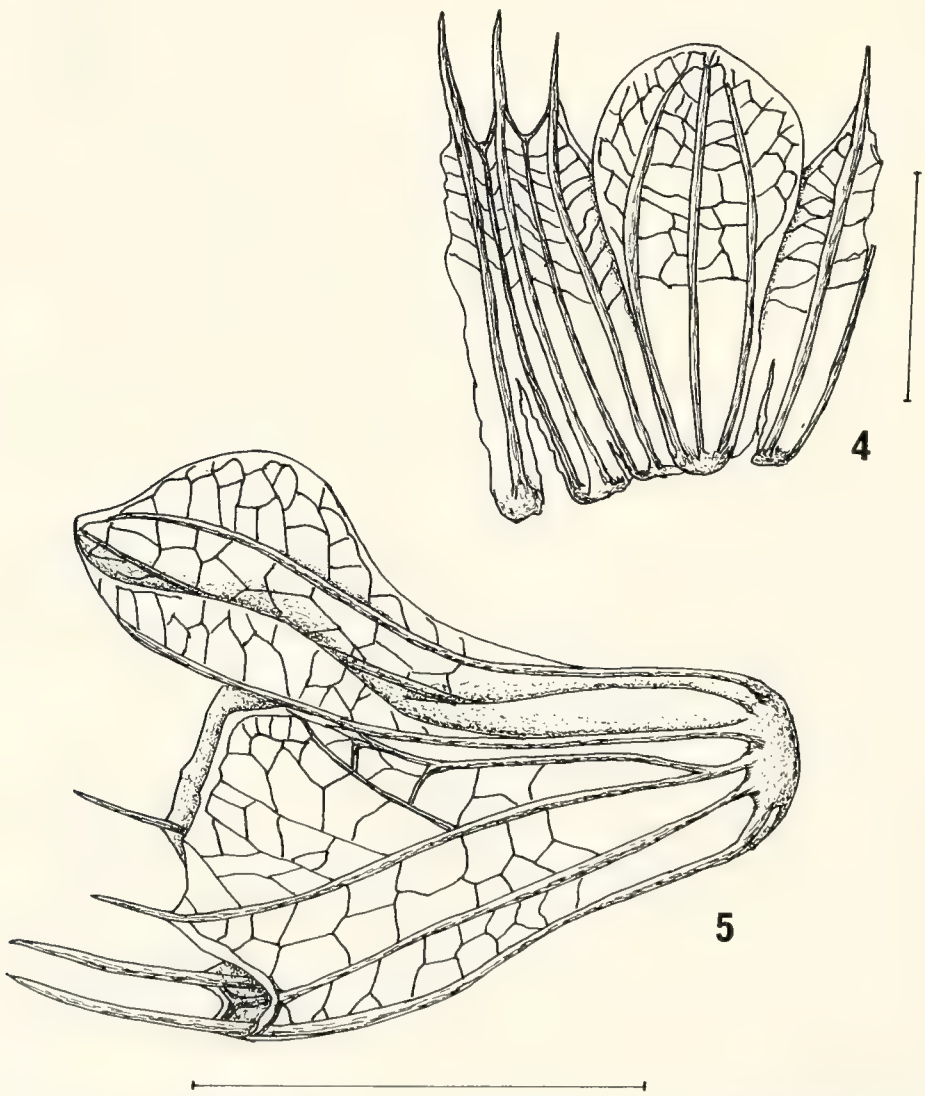


Abb. 4–5. Calyces. – 4. *B. irvinei*, von außen und ausgebreitet; – 5. *B. ellenbeckii* (CORRADI 5517). – Maßstäbe: 5 mm.

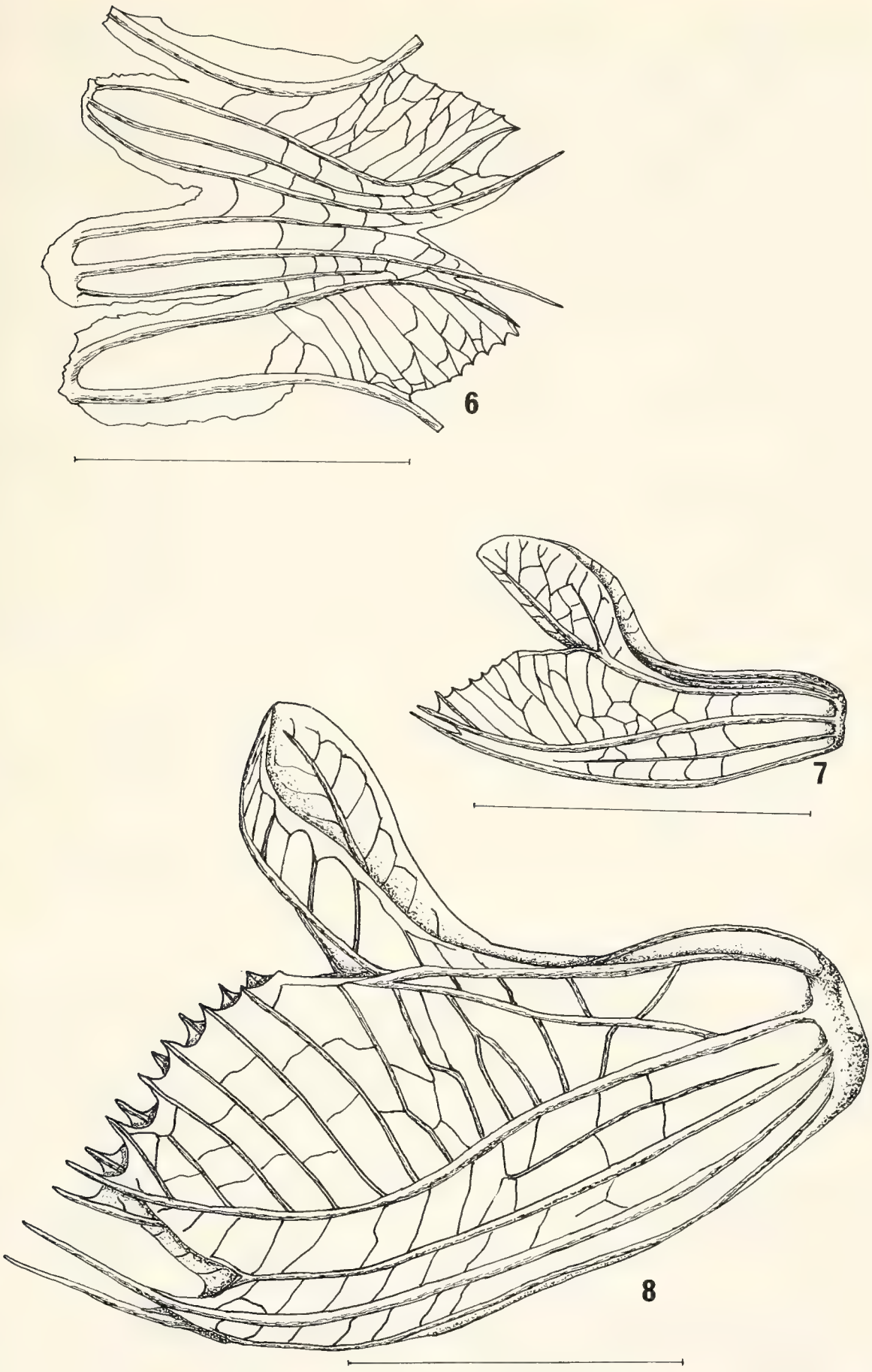


Abb. 6–8. Calyces. – 6. *B. burchellianum* (Bayliss 314), Unterlippe ausgebreitet, von innen; – 7. *B. burchellianum* (Bayliss 7121), von außen von der Seite betrachtet; – 8. *B. fimbriatum* (Goldsmith 135/68), von außen von der Seite betrachtet. – Maßstäbe: 5 mm.

In *Becium* kommt dieser weniger spezialisierte Kelchtyp (Abb. 4, 5) nur bei der auch in anderen Merkmalen stark abweichenden *B. irvinei* aus Westafrika vor, sowie annähernd noch bei der südäthiopischen *B. ellenbeckii*.

Bei der letzteren Art herrscht jedoch ein Kelchtyp vor, der eine Mittelstellung zwischen dem wenig spezialisierten Typ von *B. irvinei* und dem stark spezialisierten *obovatum*-Typ einnimmt. Er kommt vor bei den Arten der Sect. *Serpyllifolium: B. serpyllifolium, B. burchellianum, B. ellenbeckii* und *B. fimbriatum*. Er wird im folgenden als *serpyllifolium*-Typ bezeichnet.

Beim *serpyllifolium*-Typ (Abb. 6–8) sind die seitlichen Kelchzähne C und C' schon stark asymmetrisch ausgebildet und formen einen gebogenen, gezähnelten seitlichen Kelchrand, der aber noch durch einen deutlichen Sinus von den beiden unteren, nur wenig längeren Zähnen getrennt ist. Auch die unteren Zähne sind unter sich noch durch einen Sinus getrennt und die Rippe F läuft bis zum Sinus durch.

Die Zahl der Kelchrippen ist bei *Becium* etwas variabel. Den 5 Kelchzähnen entsprechen die stets bis zur Spitze durchlaufenden 5 Hauptrippen. Im unteren Teil des Tubus kann man 12 bis 14 Rippen insgesamt zählen. Von ihnen laufen beim *obovatum*-Typ die Zwischenrippen DD' und F nicht durch bis zum Sinus am Kelchrand, während beim *serpyllifolium*-Typ die Rippen DD' und F meist ± durchlaufen. Die Oberlippe besitzt außer der Hauptrippe A meist noch zwei kräftige, fast bis zur Spitze durchgehende Nebenrippen. Die Zwischenrippe B bzw. B' ist also jeweils noch doppelt ausgbildet, der adaxiale Teil als Nebenrippe zu A, kräftig und weit durchgehend, der abaxiale Teil oft undeutlich und nicht durchgehend.

Der Kelch ist auf der Außenseite meist ± behaart und mit Drüsen besetzt. Locker behaart kann auch die Innenseite der Oberlippe sein. Der Kelchtubus ist jedoch innen stets kahl und auch seine Mündung ist nicht durch einen Haarkranz verschlossen, wie man das bei Lamiaceae öfters finden kann. Beim *obovatum*-Typ ist der seitliche Kelchrand oft dicht und kurz bewimpert.

Häufig ist bei *Becium* die Kelchoberlippe, seltener auch der ganze Kelch schwarzviolett überlaufen.

3.7. Corolla (Abb. 9–14)

Die Corolla ist weiß oder blaß lila gefärbt, die Adern heben sich durch dunklere Färbung ab. Die Blütenfarbe ist nur eingeschränkt als Merkmal brauchbar. Bei weiter verbreiteten Sippen wie *Becium obovatum* herrscht in manchen Gebieten lila, in anderen weiß als Blütenfarbe vor. *B. filamentosum* scheint fast immer weiß zu blühen. Die neue Art *B. minutiflorum* zeichnet sich durch kleine, aber intensiv dunkelrot-violette Blüten aus.

Die Größe der Corolla schwankt innerhalb der gleichen Art beachtlich. Besonders kleine Blüten besitzen mit ca. 4 mm *B. angustifolium* (Abb. 14) und *B. minutiflorum*. Die größten Blüten kommen bei *B. fimbriatum, B. dhofarense* und *B. grandiflorum* mit ca. 25 mm vor.

Die Corolla ist zweilippig, mit einer schief abstehenden bis ausgebreiteten, an der Spitze vierlappigen Oberlippe und einer ungeteilten, ebenso langen oder deutlich kürzeren, gerade vorgestreckten bis herabgeschlagenen, schmal elliptischen bis fast kreisrunden, ± konkaven Unterlippe. Der gerade oder leicht gebogene Tubus ist über dem Knie der hinteren Filamente oft etwas ausgebeult. Er geht auf der hinteren Seite ohne scharfe Grenze trichterförmig erweitert in die Oberlippe über. Die Unterlippe dagegen ist an ihrer Basis durch eine Einschnürung deutlich vom Tubus abgesetzt.

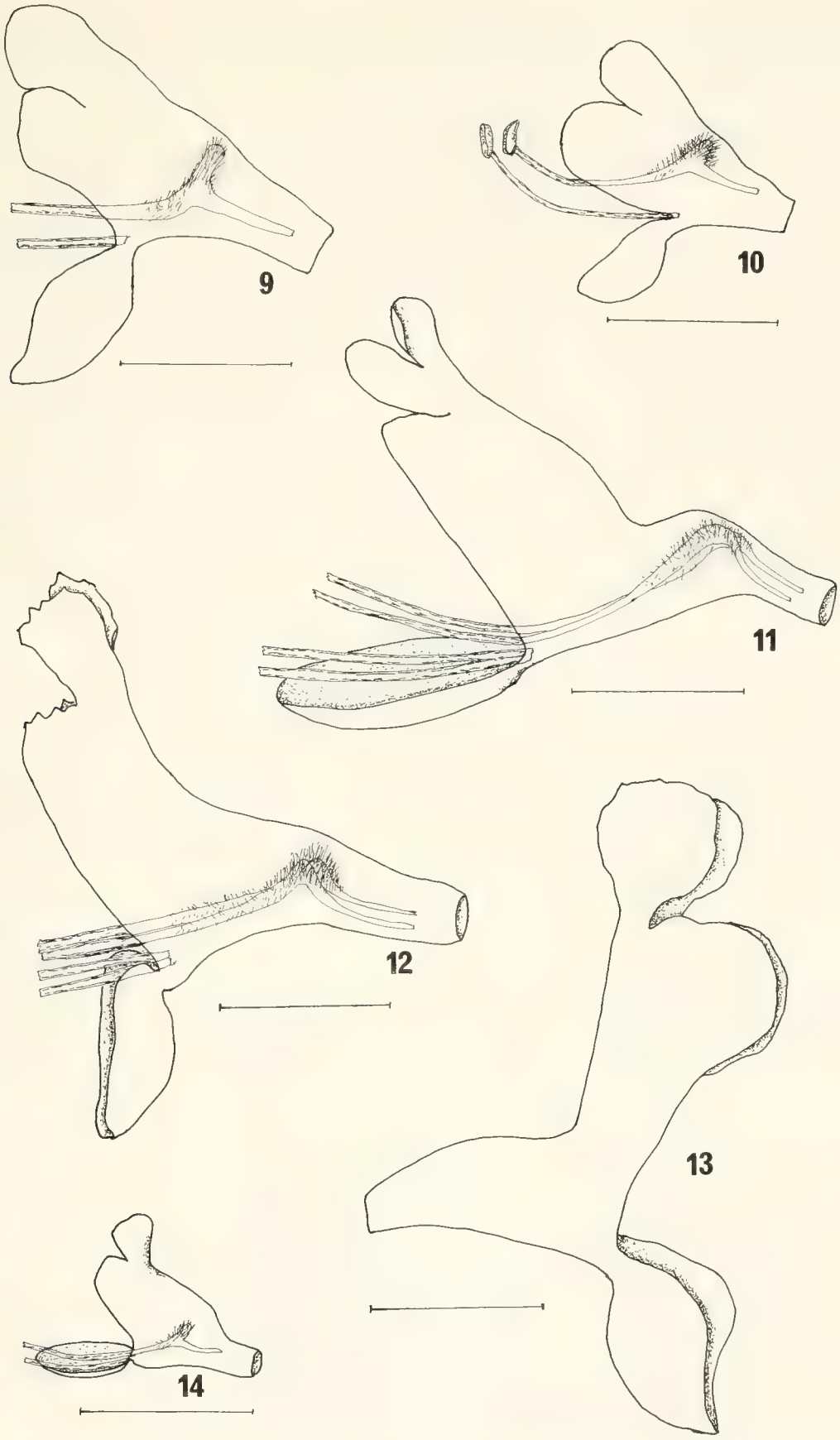


Abb. 9–14. Corolla-Umrisse verschiedener *Becium*-Arten. – 9. *ellenbeckii* (Friis et al. 930), von der Seite, die Filamente einer Seite eingezeichnet; – 10. *burchellianum* (Bayliss 314), die beiden Filamente einer Seite eingezeichnet; – 11. *fimbriatumm* (Duff 44), beide Filament-Paare eingezeichnet; – 12. *grandiflorum* (Ash 1636), Filamente eingezeichnet; – 13. *centrali-africanum* (Crosvenor 440); – 14. *angustifolium* (de Menezes 4371), die Filamente einer Seite eingezeichnet. – Maßstäbe: 5 mm.

Maßangaben beziehen sich beim Tubus daher auf die Strecke von der Tubusbasis bis zur Unterlippenbasis. Angaben zur Oberlippenlänge auf die Strecke von der Unterlippenbasis bis zur Oberlippenspitze.

Die beiden mittleren Lappen der Oberlippe sind länger als breit, die seitlichen Lappen dagegen breiter als lang. Die Ränder der Lappen können ganz, gezähnt oder zerschlitzt sein.

Die Form der Corolla kann in gewissem Maße systematisch verwertet werden. So ist bei *B. fimbriatum* (Abb. 11) der Tubus schon sehr weit unten trichterförmig in die Oberlippe erweitert, die Lappen sind relativ klein. Die Unterlippe ist oft fast so lang wie die Oberlippe oder sogar etwas länger. Bei den ziemlich kleinen Blüten von *B. serpyllifolium* und *B. burchellianum* sind die Lappen der Oberlippe relativ groß (Abb. 10). Bei *B. dhofarense* ist der Tubus sehr schlank, deutlich länger als die Oberlippe und hinten nicht ausgebaucht (Sebald 1987, Abb. 6). Bei *B. obovatum* und einigen nah verwandten Sippen ist der Tubus mehr röhrig und plötzlicher in die stark ausgebreitete und größere und häufig gezähnte Lappen besitzende Oberlippe übergehend (Abb. 12, 13). Bei *B. filamentosum* ist die Oberlippe weniger ausgebreitet, oft sind nur die beiden, ziemlich kleinen, mittleren Lappen auswärts gebogen.

3.8. Stamina

Es sind stets 4 fertile Stamina vorhanden, die meist auffallend weit exsert sind. Im jungen Zustand sind sie auf der Unterlippe liegend eingerollt, später sind sie vorgestreckt und überragen die Unterlippe weit, nicht selten um das 2–4fache.

Die Filamente des unteren Stamina-Paares werden an der Basis der Unterlippe frei. In der Regel sind sie nicht miteinander verwachsen. Jedoch sind bei *B. fimbriatum* die unteren Filamente öfters 2–3 mm weit verwachsen, ein Merkmal, das auch bei einigen anderen Ocimoideae-Gattungen, so bei *Hemizygia*, auftritt, sonst aber in *Becium* fehlt.

Die Filamente des oberen Stamina-Paares werden in der Regel (Abb. 15) knapp über der Basis des Corollatubus frei, nach weiteren 1–4 mm bilden sie oft noch in der basalen Tubushälfte ein mehr oder weniger scharfes Knie nach oben. Im Bereich des Knies

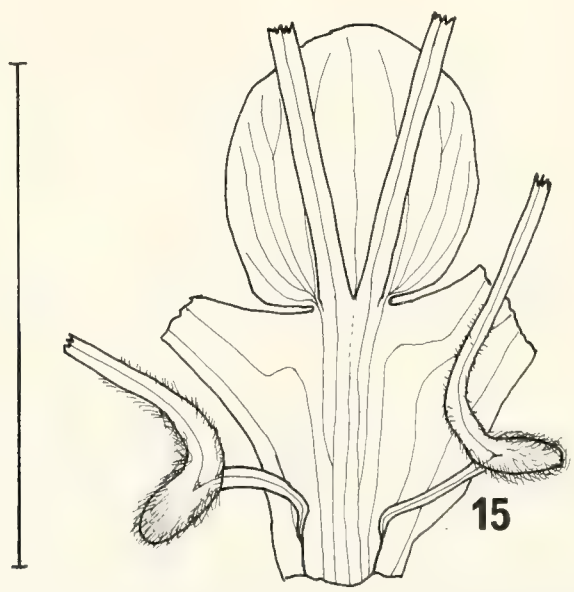


Abb. 15. Insertion der Filamente bei *B. obovatum* (Willemse 1360), Corolla entlang der Mitte Oberlippe aufgeschnitten und ausgebreitet. – Maßstab: 10 mm.

sind sie verbreitert und behaart. Vielfach ist am Knie ein band- bis eiförmiges, stark behaartes Anhängsel vorhanden. Dieses auffällige Merkmal kommt außer bei *Becium* noch in der Gattung *Ocimum* bei den Artengruppen um *O. basilicum* und um *O. gratissimum* vor. Wegen dieses gemeinsamen Merkmals wurden diese beiden *Ocimum*-Gruppen und die heute zu *Becium* gehörenden Arten schon von BENTHAM (1832) als Sektion *Ocimodon* von *Ocimum* zusammengefaßt.

Es konnte aber festgestellt werden, daß bei *Becium*-Pflanzen dieses Anhängsel nicht immer vorhanden ist. Auch ist eine scharfe Abgrenzung von am Knie nur verbreiterten Filamenten und kurzen, breiten Anhängseln nicht immer leicht. Es scheint das Anhängsel bei Arten der sect. *Serpyllifolium* öfters zu fehlen mit Ausnahme von *B. ellenbeckii*, wo stets deutliche Anhängsel vorhanden sind. Vielleicht sollte dieses Merkmal nicht übermäßig bewertet werden, da offenbar bei manchen Arten Pflanzen mit und ohne Anhängsel vorkommen (*B. obovatum, B. grandiflorum*).

Gegenüber allen anderen *Becium*-Arten nimmt *B. dhofarense* aus Oman eine Sonderstellung ein. Die hinteren Stamina sind bei dieser Art nicht gekniet. Sie sind auch nicht knapp über der Tubusbasis inseriert, sondern weit höher. Unterhalb der Insertionsstelle sind sie behaart (SEBALD 1987, Abb. 6).

Bei größeren Anhängseln sind ihre stark behaarten Seiten nach innen gedreht und aneinander gelegt. Es ist zu vermuten, daß diese Einrichtung eine Funktion bei der Bestäubung durch Insekten hat. Über die Blütenbesucher gibt es auf den Herbaretiketten leider nur sehr selten Angaben. Die lang exserten Stamina und Styli lassen wohl langrüsselige und freischwebende Insekten als Bestäuber vermuten. Bei KIELLAND 10 (*B. fimbriatum* var. *ctenodon*) ist vermerkt: „much visited by butterflies".

Die oberen Filamente sind ein wenig kürzer als die unteren, bei *B. fimbriatum* ist der Längenunterschied besonders deutlich. Sie können bei dieser Art 5–7 mm kürzer sein als die unteren.

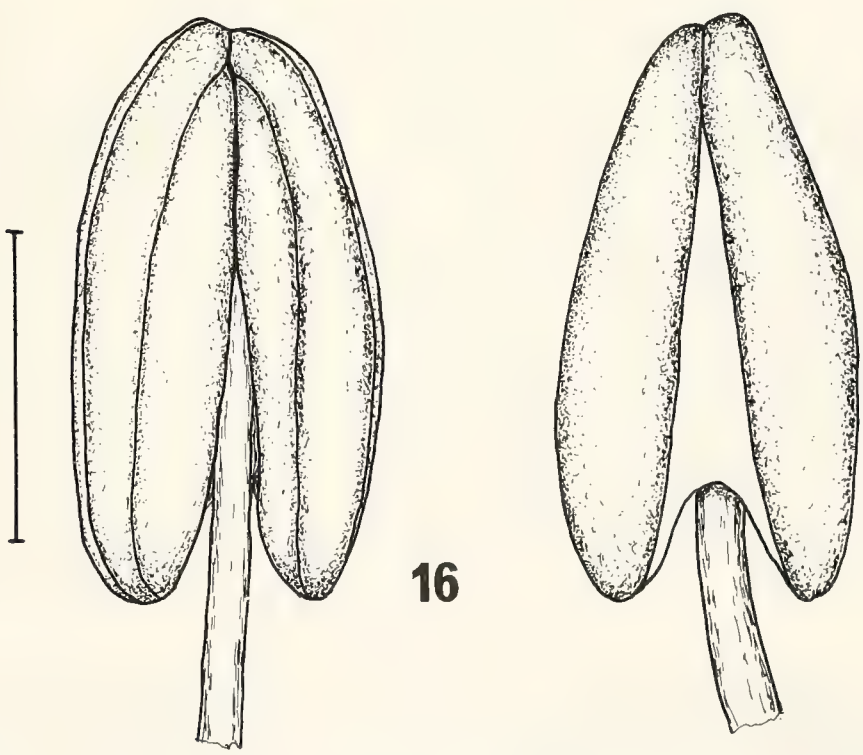


Abb. 16. Anthere von *B. grandiflorum* (ASH 1636), links von innen, rechts von außen. – Maßstab: 1 mm.

Abb. 17. Anthere von *B. obovatum* (SEBALD 750), von der Seite im geöffneten Stadium. – Maßstab: 1 mm.

Die Gestalt der Antheren (Abb. 16, 17) bietet bei *Becium* ein durchgehendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber anderen Gattungen der Ocimoideae. Im allgemeinen sind bei den Ocimoideae die Antheren nieren- bis breit pfeilförmig durch Spreizen und Zusammenfließen der beiden Theken, und dadurch auch einkammerig. Im geöffneten Zustand sind die Antheren dann oft rundlich. Bei *Becium* dagegen liegen die beiden Theken parallel und sind nur an der Spitze etwas miteinander verbunden. Die Antheren sind daher bei *Becium* länglich bis elliptisch. Ihre Länge schwankt zwischen 0,4 bis 2,0 mm. Das Konnektiv ist klein und schmal dreieckig bis pfeilförmig.

Nach LEITNER (1942) sind die Pollenkörner 3kernig (untersucht bei *B. burchellianum*), und damit in Übereinstimmung mit den anderen Gattungen der Ocimoideae.

Nach RISCH (1956) gehören die Pollenkörner von *Becium* zur Formklasse der langachsigen, seitlich flachen, elliptischen, 6faltigen Pollenkörner und innerhalb dieser Formklasse zum *Ocimum*-Formtyp, der sich durch eine Zellwand mit ± hohen Netzleisten auszeichnet. Zu diesem *Ocimum*-Formtyp gehören außer *Ocimum* und *Becium* auch *Orthosiphon, Platostoma, Moschosma* und *Acrocephalus*.

3.9. Stylus, Ovar, Diskus

Der Stylus ist etwa so lang oder ein wenig länger als die vorderen Stamina. Er ist stets kahl, weiß oder von der kurzen bifiden Spitze her mehr oder weniger weit herab lila gefärbt. Die Stylusäste sind 0,4–2,2 mm lang, meist annähernd gleich, seltener mäßig ungleich lang und spitz. Die absolute Länge des Stylus schwankt korreliert mit der Corollagröße bei den einzelnen Arten.

Das Ovar ist sehr einheitlich, zur Blütezeit meist ungefähr 1 mm hoch, ungestielt und umgeben von dem becherförmigen Diskus. Die vier Lokuli sind oben abgerundet und kahl. Der Diskus erreicht etwa 3/4 bis nahezu die ganze Höhe des Ovars. Sein Rand ist seicht gelappt, ohne daß der vordere oder hintere Lobus durch besondere Größe oder Dicke auffällt. Die seitlichen Loben sind öfters ± zweigeteilt oder ausgerandet.

Insgesamt scheint das Gynaeceum zur Blütezeit keine systematisch brauchbaren Merkmale für die Rangstufen unterhalb des Gattungsranges zu bieten.

3.10. Nüßchen (Abb. 18)

Bei den reifen Nüßchen zeigen sich Unterschiede, die systematisch verwertbar erscheinen. Allerdings konnten noch nicht von allen Taxa mangels geeigneten Herbarbelegen reife Nüßchen untersucht werden. Die Arten der Sektion *Becium* besitzen 2–3 mm lange, im Umriß fast rundliche, adaxial-abaxial fast linsenartig abgeflachte,

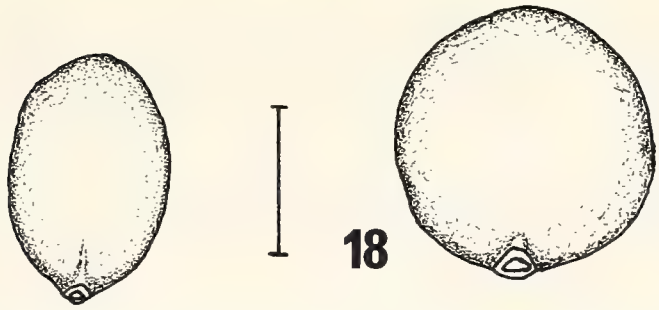


Abb. 18. Nüßchen, links von *B. burchellianum* (BAYLISS 7121), rechts von *B. obovatum* (SANANE 1429). – Maßstab: 1 mm.

hellbraune, feucht weißlich verschleimende Nüßchen. Die Nüßchen bei der Sektion *Serpyllifolium* scheinen in der Regel länglicher zu sein und weniger abgeflacht. Bei *B. burchellianum* wurden beispielsweise 1,8–2,3 mm lange und 1,2–1,5 mm breite, ± ellipsoidische Nüßchen, bei *B. fimbratum* bis 3,5 mm lange und 2,5 mm breite, obovate Nüßchen beobachtet. Auch die Nüßchen der Sektion *Serpyllifolium* verschleimen.

3.11. Chromosomenzahlen

Eigene Untersuchungen wurden nicht durchgeführt.

Folgende Angaben sind vorhanden: *Becium obovatum*: 2 n = 48 (MORTON 1962: 277) aus Ghana; *Becium irvinei*: 2 n = 32 (MORTON 1962:277) aus Ghana.

4. Abgrenzung und Untergliederung von *Becium* Lindley

Wie oben schon erwähnt, wurde die Mehrzahl der zu *Becium* gehörenden Arten unter *Ocimum* erstmals beschrieben. Es ist daher zweckmäßig, sich zunächst mit der Umgrenzung von *Ocimum* und einiger nah verwandter Gattungen zu befassen. *Ocimum* wurde von LINNÉ (1753:597) mit 5 Arten aufgestellt, eine sechste Art wurde noch im gleichen Werk als Nachtrag (1753:1197) beschrieben. Von den insgesamt 6 Arten werden 3 nicht mehr zu *Ocimum* gezählt. Als Typusart von *Ocimum* hat *O. basilicum* L. zu gelten. Als wichtigstes Merkmal von *Ocimum* gibt LINNÉ (1754:259) die Anhängsel nahe der Basis der hinteren Filamente an.

BENTHAM (1832) gliedert *Ocimum* in 3 Sektionen, von denen nur noch die erste Sektion *Ocimodon* durch das Anhängsel an den hinteren Filamenten gekennzeichnet ist. Bei der zweiten Sektion *Hierocimum* sind die hinteren Filamente nahe der Basis mit Haarbüscheln versehen, aber ohne Anhängsel. Bei der dritten Sektion *Gymnocimum* sind alle Filamente kahl. 1848 fügt BENTHAM noch eine vierte Sektion *Hemizygia* hinzu, bei der die vorderen Filamente basal miteinander verwachsen sind.

BENTHAM (1848) gliedert die Arten der Sektion *Ocimodon* in drei Gruppen:

1.) Von BENTHAM noch nicht mit Namen belegt, später von BRIQUET (1897) als *Basilica* bezeichnete Gruppe um *O. basilicum* L.
2.) *Gratissima* Benth., die Gruppe um *O. gratissimum* L. umfassend.
3.) *Hiantia* Benth., die Gruppe, die identisch ist mit der Gattung *Becium* Lindley.

Jeder dieser drei Gruppen liegt eine typisch ausgeprägte Kelchform zu Grunde, in der unterschiedliche Anpassungsformen an die Funktion des Kelches zum Schutz und bei der Ausbreitung der Früchtchen zum Ausdruck kommen.

Wie unscharf die Gattung *Ocimum* L. zu umgrenzen ist, ergibt sich daraus, daß auch aus den anderen drei Sektionen Arten anderen Gattungen zugeteilt wurden oder diese selbst in den Rang eigener Gattungen erhoben wurden wie *Hemizygia*.

Ocimum obtusifolium Benth. in Mey. (1838:227) wurde von N.E. Brown (1910: 269) als Typusart einer neuen Gattung *Endostemon* übernommen. Hauptmerkmale dieser neuen Gattung sind die beinahe gleichmäßig vierlappige Corolla mit flachen Loben und die in den Corollatubus eingeschlossenen Staubblätter mit sehr kurzen, behaarten Filamenten. Aus der Sektion *Hierocimum* Benth. (1832) gelangte außer *O. obtusifolium* auch *O. gracile* Benth. und aus der Sektion *Gymnocimum* Benth. (1832) *O. tereticaule* Poir. in die Gattung *Endostemon*. Ashby (1936) führt 17 Arten unter dieser Gattung auf, die am nächsten mit *Orthosiphon* verwandt sein dürften.

Die Gattung *Orthosiphon* wurde von Bentham (1830: t. 1300) auf der Basis einiger indischer Arten aufgestellt. Hauptmerkmale dieser Gattung sind der relativ lange Corollatubus und die stumpfe bis ausgerandete, kopfige Griffelspitze. Erst später kamen auch zahlreiche afrikanische Arten dazu. Ashby (1938) anerkennt 30 Arten in Afrika. Nur relativ wenige *Orthosiphon*-Arten wurden zuerst unter *Ocimum* beschrieben. Die Griffel sind bei *Ocimum* stets deutlich in zwei Äste geteilt an der Spitze. Doch ist dieser Unterschied zwischen *Ocimum* und *Orthosiphon* bei manchen Arten offenbar nicht immer so scharf. Der Griffel kann auch bei manchen *Orthosiphon*-Arten an der Spitze etwas ausgerandet bis schwach zweilappig sein. Andererseits nähert sich zum Beispiel *Ocimum lamiifolium* Hochst. ex Benth. aus der Sektion *Hierocimum* in manchen Merkmalen *Orthosiphon*-Arten vor allem des subgen. *Nautochilus* (Bremek.) Codd (1964:150). Die Griffeläste sind zum Beispiel relativ kurz und stumpf, der Corollatubus ist relativ lang.

Die Sektion *Hemizygia* Benth. in DC. (1848:41) basiert auf der einzigen Art *Ocimum teucriifolium* Hochst. Briquet (1897:368) erhebt die Sektion zur Gattung und ordnet dieser weitere Arten zu. Andere Autoren (Baker 1900, N.E. Brown 1910) schlagen *Hemizygia* zu *Orthosiphon*. Ashby (1935) und Codd (1976) halten dagegen mit guter Begründung *Hemizygia* als eigene Gattung aufrecht. Nach Codd (1976) kommen allein im Bereich von Südafrika 28 Arten der Gattung vor. Viele *Hemizygia*-Arten wurden zuerst unter *Orthosiphon* beschrieben, nur *H. teucriifolia* (Benth.) Briq. und *H. bracteosa* (Benth.) Briq. zuerst unter *Ocimum*. *Hemizygia* dürfte tatsächlich am nächsten mit *Orthosiphon* verwandt sein. Doch sind bei dieser Gattung neben ungeteilten Griffelspitzen auch kurz zweilappige Spitzen häufig.

Prüft man die *Becium*-Arten auf gemeinsame und abweichende Merkmale mit den erwähnten Gattungen durch, so ergibt sich die nächste Übereinstimmung mit *Ocimum* (Sect. *Ocimodon*) und nicht mit einer der anderen Gattungen aus der Subtribus Ociminae (= Moschosminae). Gewichtige gemeinsame Merkmale sind die häufigen Anhängsel an den geknieten, hinteren Filamenten – die bei den anderen Gattungen der Ociminae und auch bei den Sektionen *Hierocimum* und *Gymnocimum* von *Ocimum* fehlen – die Art der Insertion der Filamente, die deutlich pfriemlich zweispaltigen Griffelspitzen, die deutlich abgeflachten, aufwärts gerichteten, im oberen Teil gekrümmten Pedicelli.

Wesentliche Unterscheidungsmerkmale von *Becium* zu *Ocimum* sind:

1.) Brakteen schon zu Beginn der Blüte abfallend, an ihren Ansatzstellen bräunliche, napfförmige Drüsen bleibend (Ausnahme: *Ocimum jamesii*).
2.) Stamina weit exsert, die Corollaunterlippe deutlich überragend (Ausnahme: *B. minutiflorum*).

3.) Antheren mit parallelen Hälften und sehr schmal pfeilförmigem Konnektiv.
4.) Seitliche Kelchzähne meist sehr kurz, aber breit, abgestutzt oder gezähnelt, Kelch reif oft zu einem medianen Schlitz ± verschließend (Ausnahme: *B. irvinei*).

Mit diesen Merkmalen dürfte die Aufstellung der selbstständigen Gattung *Becium* gerechtfertigt sein. Die napfförmigen Drüsengebilde um die Ansatzstellen der Brakteen wurden schon von FORSSKÅL (1775) gefunden, spielten offenbar in der systematischen Bewertung aber keine wesentliche Rolle. Dieses Merkmal wird zum Beispiel von N.E. BROWN (1910) nicht als Gattungsmerkmal erwähnt, sondern nur bei einer der drei Arten. Auch LINDLEY (1842) führt dieses Merkmal nicht an. Erst LAUNERT & SCHREIBER (1969) nehmen dieses Merkmal in den Bestimmungsschlüssel und die Beschreibung auf. Bei DYER (1975) spielt es weder im Schlüssel noch in der Beschreibung der Gattung *Becium* eine Rolle.

Als wichtigstes Charakteristikum der Gattung *Becium* wird schon von LINDLEY (1842) und fast allen späteren Autoren die eigenartige Kelchform angesehen, wie sie besonders bei *B. obovatum* ausgeprägt ist. Doch gibt es von dieser Kelchform bei einigen *Becium*-Arten deutliche Abweichungen (Abschnitt 3.6.). Diese Abweichungen können in Verbindung mit einigen anderen Merkmalen für die infragenerische Gliederung von *Becium* hilfreich sein.

Mit Ausnahme von zwei Arten, nämlich *B. irvinei* und *B. dhofarense* lassen sich die *Becium*-Arten nach der Kelchform in zwei Gruppen teilen. Die artenreichste und am weitesten verbreitete Gruppe ist diejenige um *Becium obovatum* und *B. filamentosum* (= Sektion *Becium*) mit dem *obovatum*-Kelchtyp (Abschnitt 3. 6., Abb. 2). Wie schon erwähnt, ist dieser Kelchtyp als ein spezialisiertes, stark abgeleitetes Gebilde zu betrachten. Bei der zweiten Gruppe um *B. serpyllifolium* (= Sektion *Serpyllifolium*) ist der Kelch weniger spezialisiert (Abschnitt 3.6., Abb. 6–8). Die Areale der wenigen Arten dieser Gruppe haben mit Ausnahme des weiter verbreiteten süd-zentralafrikanischen *B. fimbriatum* Reliktcharakter (Kapitel 5.).

B. irvinei und *B. dhofarense* sind monotypische, systematisch isolierte Relikte, die in wesentlichen Merkmalen vom Typus der Gattung *Becium* abweichen, andererseits anderen Gattungen aber nicht näher stehen als *Becium*. Sie wurden als besondere Subgenera abgetrennt.

Becium irvinei hat die ursprünglichste Kelchform, wie sie auch bei *Ocimum, Orthosiphon* und *Hemizygia* vorkommt, nämlich eine breite, mit dem Rand am Tubus herablaufende Oberlippe und eine vierzähnige Unterlippe (Abschnitt 3.6., Abb. 4). Im Gegensatz zu allen anderen *Becium*-Arten, die konstant 3blütige Cymen besitzen, hat *B. irvinei* nur einblütige Cymen. Die westafrikanische Reliktart hat jedoch in Übereinstimmung mit den anderen *Becium*-Arten die napfförmigen Drüsen an den Ansatzstellen der früh abfallenden Brakteen und parallelfächrige Antheren.

Becium dhofarense stimmt im Kelchtyp dagegen mit *B. obovatum* überein. Dagegen weicht die Insertion und Gestaltung der hinteren Filamente völlig von dem bei *Becium* üblichen ab (Abschnitt 3.8.). Damit zusammen hängt auch die schlanke, hinten nicht ausgebauchte Gestalt des Corollatubus (SEBALD 1987, Abb. 6) bei dieser Reliktart aus der Dhofarprovinz von Oman. Ein näherer Anschluß an eine andere Gattung als *Becium* ist aber nicht erkennbar.

Aus den obigen Befunden ergibt sich die im speziellen Teil und in der Inhaltsübersicht dargestellte Gliederung der Gattung *Becium*. Eine alternative Möglichkeit besteht darin, die beiden Arten *B. irvinei* und *B. dhofarense* jeweils als monotypische Gattungen neben *Becium* aufzufassen, allerdings könnte man dann wohl mit der gleichen

Tabelle 1. Übersicht der wesentlichen Gattungsmerkmale von *Becium* und *Ocimum*.

	Blüten pro Cyme	Napfförmige Drüsen an Brakteeninsertion	Antherenfächer parallel	Stylus bifid mit spitzen Ästen	Hintere Stamina gekniet	Calyx-Typ *obovatum*	*serpyllifolium*	*irvinei*
Becium								
subg. *Becium*	3	+	+	+	+	+ −	+ −	+ −
sect. *Serpyllifolium*	3	+	+	+	+	−	+ −	+ −
sect. *Becium*	3	+	+	+	+	+	−	−
subg. *Orthobecium*	3	+	+	+	−	+	−	−
subg. *Monobecium*	1	+	+	+	+	−	−	+
Ocimum								
sect. *Ocimodon*	3	−	−	+	+	−	−	+ −
§ *Basilica*	3	−	−	+	+	−	−	+
§ *Gratissima*	3	−(+)	−	+	+	−	−	−
sect. *Hierocimum* (*O. lamiifolium*)	3	−	−	−	(+)	−	−	+

Berechtigung aus *Ocimum* und *Orthosiphon* ebenfalls mehrere Gattungen machen. Eine weitere Möglichkeit wäre, die beiden Arten und die ganze Gattung *Becium* zusammen mit *Orthosiphon* und einigen weiteren Gattungen in einer riesenhaften Gattung *Ocimum* versinken zu lassen, die natürlich entsprechend kompliziert infragenerisch gegliedert werden müßte.

Das Vorkommen der wesentlichen Merkmale bei den *Becium*-Arten und Artengruppen sowie bei der Gattung *Ocimum* ergibt sich aus Tabelle 1.

Abb. 19. Verbreitung von *B. obovatum*.

5. Geographie der Gattung *Becium*

Die Gattung *Becium* ist mit Ausnahme einer Art (*B. filamentosum*) auf Afrika südlich der Sahara und auf den südlichen Teil der Arabischen Halbinsel beschränkt. Nur *B. filamentosum* kommt außerhalb dieses Bereichs auch auf dem indischen Subkontinent und auf Sri Lanka vor.

Nur wenige Arten sind in Afrika großräumig verbreitet, allen voran das polymorphe *Becium obovatum*. Die Art meidet nur weitgehend die west-zentralafrikanische Regen-

Abb. 20. Verbreitung von *B. filamentosum*.

waldregion (Guineo-Congo-Region) und die ariden Gebiete des nordöstlichen Afrikas und des südwestlichen Afrikas. Auch die Sahel-Zone wird gemieden. Die Art bevorzugt die semihumiden Savannen und Grasländer der „Sudan-Zambezian Region" (White 1970, Brenan 1978), wo sie vor allem in den mittleren und montanen Lagen (Abb. 19) vorkommt.

B. filamentosum bevorzugt in Afrika deutlich die wärmeren, tiefergelegenen und ± arideren Gebiete. Das Areal der Art zerfällt in Afrika in zwei Teile. Das südliche Teil-

Abb. 21. Verbreitung von *B. angustifolium* (kleine Punkte), *B. verticillifolium* (große Punkte) und *B. formosum* (Stern).

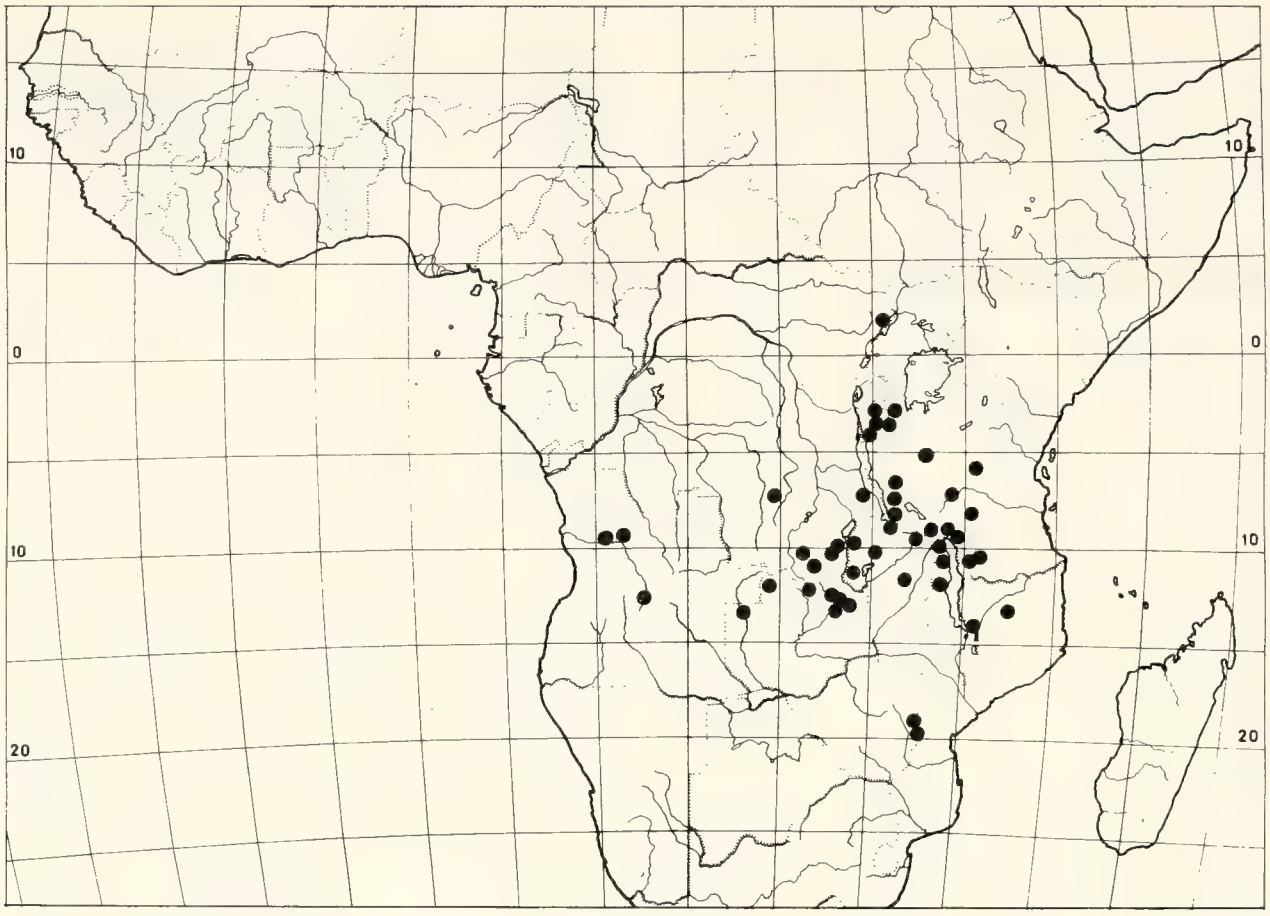


Abb. 22–23. Verbreitung. – 22. *B. fimbriatum* var. *fimbriatum*, – 23. *B. fimbriatum* var. *angustilanceolatum*.

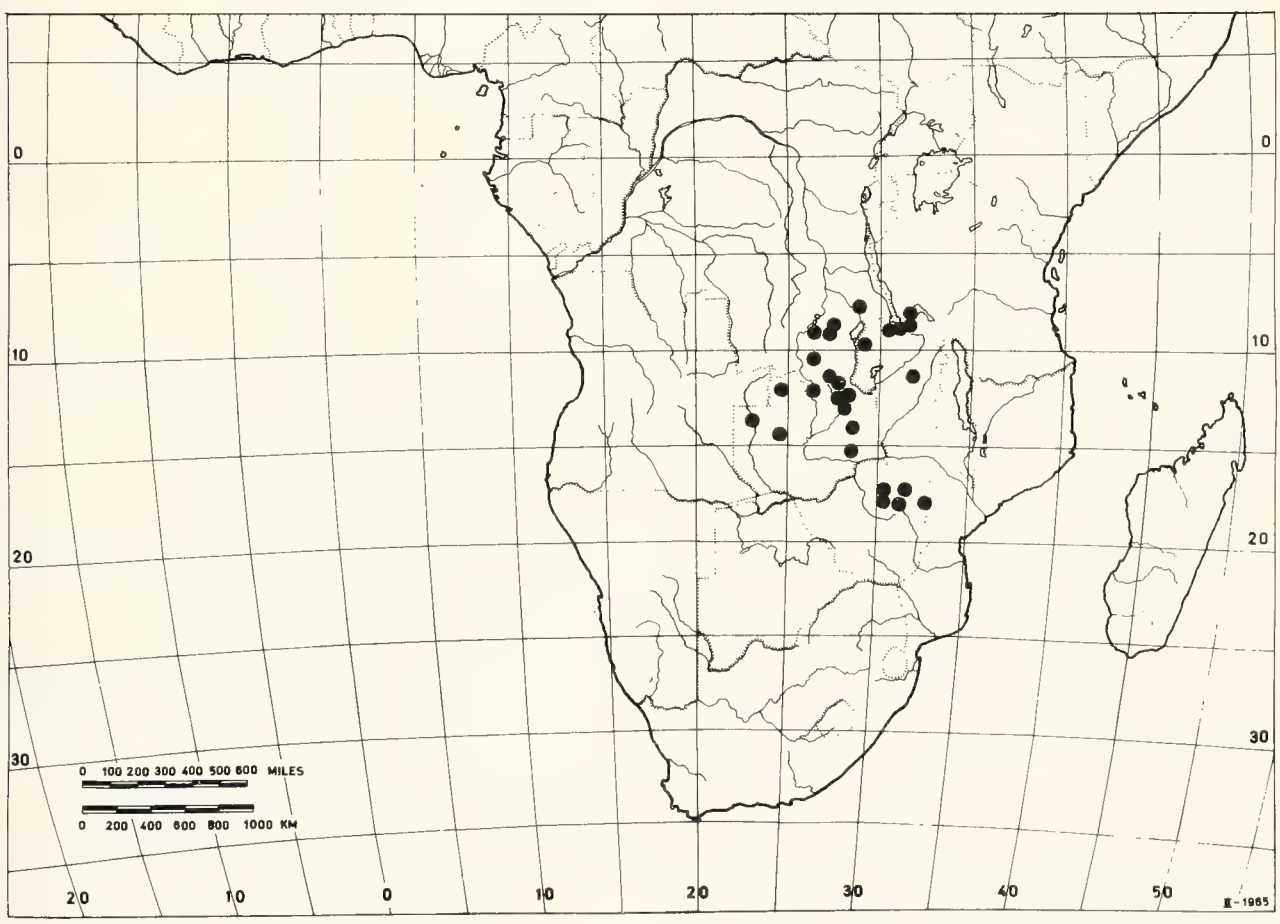


Abb. 24–25. Verbreitung. – 24. *B. fimbriatum* var. *ctenodon* (Punkte) und var. *bequaertii* (Dreiecke); – 25. *B. centrali-africanum*.

areal (Abb. 20) zieht vom südlichen Angola und Namibia über Botswana nach Mocambique. Das nördliche Teilareal reicht vom nordöstlichen Tansania über Kenya und Somalia in die Landschaften zu beiden Seiten des Roten Meeres nach Norden etwa bis zum 20. Breitengrad. Die Art fehlt in der „Sudanian Domain" und in der „Sahelian Domain". Ziemlich ähnliche Areale kommen auch bei anderen Labiaten, bei der Gattung *Leucas* vor, so bei *L. neuflizeana* und *L. glabrata* (Sebald 1980, Abb. 20, 23).

B. angustifolium (Abb. 21), das offenbar ziemlich zerstreut in der „Zambezian Domain" und in der „Afroriental Domain" vorkommend, fehlt ebenfalls in der „Sahelian Domain" und in der „Sudanian Domain".

Becium minutiflorum (Sebald 1987, Abb. 10) kommt sehr zerstreut von Nord-Uganda bis nach Zimbabwe anscheinend in tieferen bis mittelhohen Lagen vor.

Mehrere Arten sind im südlichen Zentralafrika im Bereich des nördlichen, semihumiden Teils der „Zambezien Domain" verbreitet: *B. centrali-africanum* (Abb. 25), *B. fimbriatum* (Abb. 22–24). Mit *B. obovatum* nah verwandt sind einige nur ganz lokal in dieser „Domain" vorkommende Sippen auf Schwermetallböden. Sie werden von Malaisse (1983) wohl mit Recht als Neoendemiten angesehen. Sie werden im zweiten, abschließenden Teil der Revision näher behandelt.

B. grandiflorum ist ein montanes, äthiopisches Florenelement (Abb. 26), das *B. obovatum* recht nahe steht.

B. formosum (Abb. 21), eine ebenfalls wie *B. grandiflorum* deutliche strauchförmige Art, kommt nur in einem kleinen Gebiet des südäthiopischen Hochlandes vor. Die Art ist ziemlich nah verwandt mit *B. angustifolium* und *B. verticillifolium* (Abb. 21).

Während die beiden vorigen äthiopischen Endemiten noch eine deutliche verwandtschaftliche Nähe zu weiter verbreiteten Sippen zeigen, ist das bei der dritten endemischen Art, *B. ellenbeckii*, in Äthiopien nicht in gleichem Maße der Fall (Abb. 27). Diese ebenfalls deutlich strauchförmige Art besiedelt nur ein kleines Gebiet im südlichsten Äthiopien. Mit ihrer relativ ursprünglichen Merkmalsgarnitur weist sich die Sippe wohl als Relikt und Palaeoendemit aus. Die nächsten Beziehungen bestehen zu der arabisch-somalischen Art *B. serpyllifolium*.

Becium serpyllifolium und die südafrikanische *B. burchellianum* sind eng verwandte, kleine Sträucher bis Halbsträucher, die es nur der weiten Disjunktion ihrer Areale verdanken (Abb. 28), daß sie als getrennte Arten beibehalten wurden. Schon Bentham (1835) war der Meinung, daß es zwischen ihnen keine sicheren Unterscheidungsmerkmale gibt. Doch haben sich im Lauf der Revision kleine, aber konstante Unterschiede herausgestellt. Würden die Areale beider Arten aneinander grenzen, würde man sie wohl nur als Unterarten behandeln. Sicher sind die beiden Arten Relikte einer einst größeren Verbreitung in einer besonders ariden Klimaperiode. Disjunktionen bei Pflanzen arider Gebiete zwischen Nordostafrika und dem südwestlichen Afrika sind nicht allzu selten. Der von *B. serpyllifolium* und *B. burchellianum* gezeigte Disjunktionstyp ist viel seltener.

In die weitere Verwandtschaft von *B. serpyllifolium* gehört außer *B. ellenbeckii* – auf Grund der Kelchform von den übrigen *Becium*-Arten – nur noch *B. fimbriatum* (Abb. 22), eine perenne Pflanze mit krautigen Trieben aus holzigem Wurzelstock, die in semihumiden Gebieten des südlichen tropischen Afrika verbreitet ist.

Offenbar ausgeprägte Reliktarten ohne Anschluß sind *B. irvinei* (Abb. 29), das in Ghana und an der Elfenbeinküste vorkommt, sowie *B. dhofarense* (Sebald 1987, Abb. 7), das nur im Dhofar-Gebirge von Oman vorkommt.

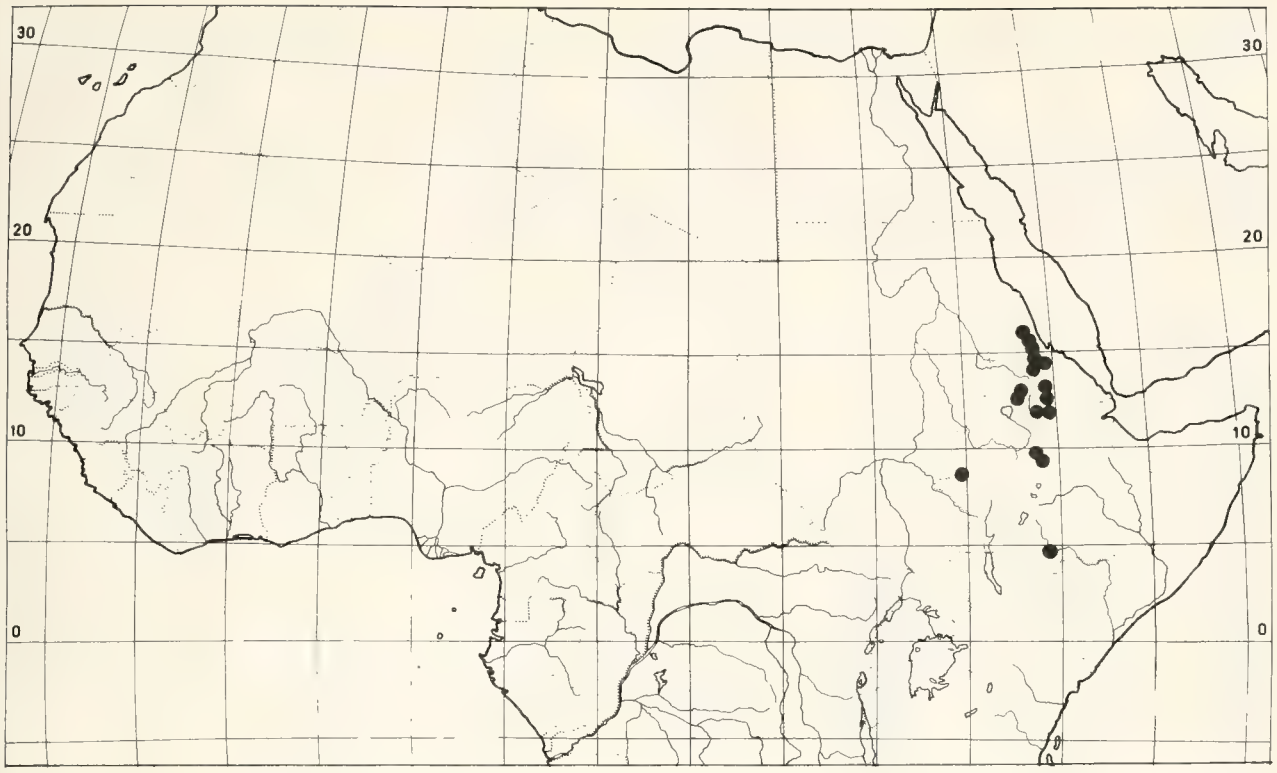


Abb. 26–27. Verbreitung. – 26. *B. grandiflorum*, – 27. *B. ellenbeckii*.

Abb. 28. Verbreitung von *B. serpyllifolium* (Arabische Halbinsel, Somalia) und *B. burchellianum* (Südafrika).

Versucht man ein Mannigfaltigkeitszentrum der Gattung festzulegen, so muß man wohl von den ganz lokalen Neoendemiten der Schwermetallböden Katangas einmal absehen. Trotzdem bleibt die Gattung im südlichen tropischen Afrika im semihumiden Bereich der „Zambezian Domain" relativ vielgestaltig. Ein weiterer Bereich der Mannigfaltigkeit ist die „Afroriental Domain", besonders in ihren montanen Stufen, wo vor allem mehrere strauchförmige Arten vorkommen. In der „Sudanian Domain"

West- und des nördlichen Zentralafrikas dagegen kommt außer dem Relikt *B. irvinei* nur noch *B. obovatum* vor. Auch Südafrika hat keine eigenständigen Sippen, es sei denn, man betrachtet *B. burchellianum* als eigene Art.

Verbreitungskarten der infraspezifischen Taxa von *B. obovatum* sowie einiger mit *B. obovatum* nah verwandten, nur kleinräumig verbreiteter Sippen werden im zweiten Teil der Revision folgen und bei der Schilderung der Variabilität von *B. obovatum* besprochen werden.

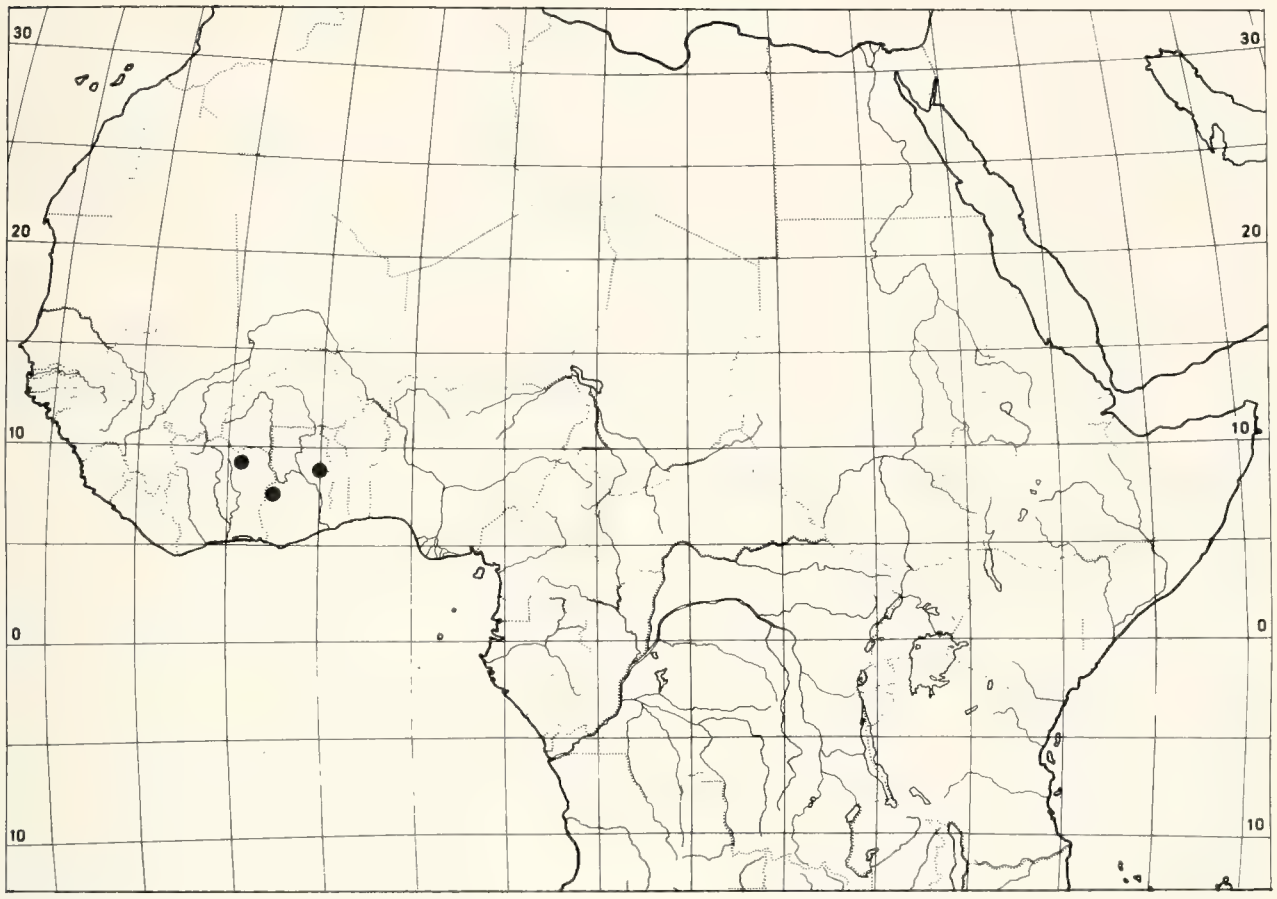


Abb. 29. Verbreitung von *B. irvinei*.

6. Artengruppen und Arten der Gattung *Becium* Lindley

Edwards Bot. Reg. 28, Misc.:42 (1842). – Typusart: *Becium bicolor* Lindley [= *Becium grandiflorum* (Lam.) Pichi-Serm.]

Kleinere Sträucher, Halbsträucher, perenne Pflanzen mit krautigen Trieben aus holzigem Wurzelstrock, selten auch annuelle krautige Pflanzen (nur bei *B. filamentosum, B. minutiflorum*); kahl oder mit einfachen, mehrzelligen oder/und verzweigten, oft arbusculären Haaren, manchmal auch mit kurzstieligen Drüsenhaaren; an fast allen Teilen mit Punktdrüsen, aromatisch oder unangenehm riechend, manchmal klebrig. Blätter ohne Stipeln, opposit oder manchmal ternat, ungeteilt, ganzrandig oder gesägt bis gezähnt, sitzend oder kurzstielig, selten auch langstielig, meist krautig, selten auch etwas lederig oder fleischig, ober- und unterseits mit Punktdrüsen.

Infloreszenz terminal, aus wenigen bis vielen Scheinquirlen, ohne akzessorische Beisprosse; Tragblätter bracteos, sehr früh abfallend, zur Blütezeit nur als kleiner, meist unauffälliger, selten auch als auffälliger Schopf an der Triebspitze vorhanden; um die Insertionsstelle der Brakteen ist eine meist dunkelbraune, rundliche, napfförmige

Drüse vorhanden; Brakteolen fehlend; Cymen 3blütig, nur bei *B. irvinei* 1blütig, ungestielt; Pedicelli 1–5 mm lang, im Querschnitt abgeflacht, aufwärts gerichtet, an der Spitze nach außen abwärts gekrümmt.

Calyx sich zwischen Blüte und Fruchtreife deutlich vergrößernd, 5–14 mm lang, und von einer weichen, krautigen zu einer steiferen, strohigen Textur übergehend, Tubus subcampanulat bis kurz tubulär, 10–14rippig; adaxialer Zahn als breite, ovate bis rundliche Oberlippe, mit dem Rand am Tubus herablaufend; laterale und abaxiale Zähne bilden die Unterlippe; laterale Zähne oft obsolet, stark asymmetrisch, mit ihrer adaxialen, stark expandierten Schulter den truncaten bis bogig geschwungenen, ganzrandigen bis gezähnelten Seitenrand der Unterlippe bildend, der oft bärtig bewimpert ist, nicht durch einen deutlichen Sinus von den beiden unteren, eine Doppelpfrieme bildenden Zähnen getrennt oder laterale Zähne noch deutlich, aus breit dreieckiger, asymmetrischer Basis spitz und durch deutlichen Sinus von den unteren Zähnen getrennt, adaxiale Schulter oft expandiert und gezähnt, die beiden unteren Zähne aus kurz dreieckiger Basis lang pfriemlich zugespitzt und durch einen Sinus getrennt, ihre Rippen sich nicht berührend.

Corolla weiß oder blaßlila, selten dunkelrotviolett, zweilippig, 4–25 mm lang; Tubus kurz röhrig, adaxial oft ausgebaucht und ± allmählich trichterförmig in die Oberlippe erweitert; Oberlippe schief abstehend oder ± ausgebreitet, mit zwei seitlichen Lappen, die breiter als lang sind, und zwei mittleren Lappen, die länger als breit sind; Unterlippe kürzer oder etwa so lang wie Oberlippe, elliptisch bis rundlich, konkav, gerade bis abwärts gerichtet.

Stamina 4, zuerst auf der Unterlippe eingerollt, später ± weit die Unterlippe überragend; untere Stamina nahe der Tubusmündung inseriert, frei voneinander, selten wenige mm miteinander verwachsen (bei *B. fimbriatum*), basal etwas behaart, sonst kahl; obere Stamina meist knapp über der Tubusbasis inseriert und im basalen Teil gekniet, am Knie verbreitert, behaart und häufig mit einem behaarten Anhängsel, selten höher im Tubus inseriert und nicht gekniet (nur bei *B. dhofarense*), kaum bis deutlich kürzer als die unteren Stamina; Antheren alle bithecisch, länglich-elliptisch, mit parallelen Fächern, die nur an der Spitze confluent sind, Konnektiv sehr schmal pfeilförmig.

Ovar kahl, von einem becherförmigen Diskus umgeben, der fast die Höhe der Loculi erreicht, Diskusrand 4- bis undeutlich 6lappig, vorn und hinten nicht deutlich verschieden; Stylus kahl, so lang oder etwas länger als die unteren Stamina, deutlich zweispaltig an der Spitze, seine Äste spitz, gleich oder nur mäßig ungleich. Nüßchen hellbraun, kahl, glatt, verschleimend, fast rundlich und linsenförmig abgeflacht oder etwas länglich bis obovoid und weniger abgeflacht, 1,8–3,5 mm lang.

6.1. Subgenus *Orthobecium* Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 405:10 (1987). – Typusart: *Becium dhofarense* Sebald.

Adaxiale Stamina im basalen Teil nicht gekniet und ohne Anhängsel, deutlich höher inseriert als beim Subgenus *Becium*; Corollatubus schlank, adaxial nicht ausgebaucht und deutlich länger als die Corollalippen. Bis jetzt nur die Typusart umfassend.

1. Becium dhofarense Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 405:7 (1987); *Orthosiphon comosus* Baker in Kew Bull. 1895: 184 (1895), nom. illeg., non *Orthosiphon comosus* Wight ex Benth. in DC., Prodr. 12: 52 (1848);

BLATTER, Fl. Arab. 4: 367 (1923); SCHWARTZ, Fl. Trop. Arab.:232 (1939). – Typus: Oman, Dhofar mountains, 2600 ft., 1895, J. Th. BENT 152 (holo. K!). – Abb.: SEBALD (1987, Abb. 4–6).

Strauch oder Halbstrauch, bis 2 m hoch; junge Triebe locker bis dicht rückwärts gerichtet kurzhaarig, an den Spitzen besonders auf den Infloreszenzachsen auch mit kurzstieligen Drüsenhaaren; Haare stets unverzweigt. Blätter ovat-oblong, grob bis entfernt gesägt, stumpflich, basal breit keilförmig bis kurz zusammengezogen, fast sitzend oder mit bis zu 3 cm langem Stiel; Lamina 2–10 cm lang, unterseits graugrün, meist locker, auf Adern auch dicht, vorwärts kurzhaarig und mit zahlreichen, bräunlichen Punktdrüsen; oberseits hell- bis mittelgrün, meist locker kurzhaarig und mit zahlreichen Punktdrüsen. Infloreszenz während der Blüte 3–10 cm lang, aus 6 bis 16 Scheinquirlen, untere etwas entfernt, obere dicht, später bis über 25 cm lang; Brakteen linear, manchmal an der Spitze etwas verbreitert, 5–10 mm lang, nur an der Infloreszenzspitze als kleiner Schopf bleibend; Cymen 3blütig (nicht einblütig wie von BAKER in der Originalbeschreibung angegeben), an der Basis mit dunkelbraunen napfförmigen Drüsen; Pedicelli 1–3 mm lang, abgeflacht, dicht kurz weiß behaart. Calyx hellgrün oder öfters oben dunkelviolett überlaufen, blühend 5–7 mm lang, später 12–14 mm lang, außen etwas kurzhaarig und mit zerstreuten Punktdrüsen, innen kahl; Gestalt mit *Becium obovatum* übereinstimmend; Zahn A breit abgerundet, kurz bespitzt, ca. 5 mm lang, noch 1–2 mm als Flügel am Tubus herablaufend, ca. 5 mm breit; seitlicher Rand ± abgestutzt und kurz weiß bärtig; untere Zähne bilden eine ca. 2 mm lange, etwas einwärts gerichtete Doppelpfrieme. Corolla weiß oder violett, 17–25 mm lang, außen locker kurzhaarig und mit zerstreuten Punktdrüsen; Tubus 15–20 mm lang, auffallend schlank, hinten nicht ausgebaucht, nur im apikalen Teil hinten trichterförmig in Oberlippe übergehend; Unterlippe 6–8 mm lang, breit elliptisch, konkav, basal stark eingeschnürt, gerade vorgestreckt oder etwas abwärts geneigt; Oberlippe halb-trichterförmig aufgerichtet, vierlappig, 6–10 mm lang, die beiden mittleren Lappen obovat, ca. 3 mm lang, 2 mm breit, nicht gezähnt, öfters ± ausgebreitet, seitliche Lappen kürzer und breit abgerundet, ca. 1 mm lang und 3 mm breit. Stamina 25–40 mm aus dem Tubus exsert, oft etwas violett verfärbt; untere an der Tubusspitze frei werdend und nicht miteinander verwachsen, kahl; obere Stamina 8–9 mm über der Tubusbasis frei werdend, nicht gekniet, ohne Anhängsel, aber unterhalb der Insertionsstelle behaart; Antheren 1,3–1,6 mm lang, mit parallelen Fächern. Stylus so lang oder etwas länger als die Stamina, kahl, oft etwas violett verfärbt, Spitze zweiästig; Äste 1–2 mm lang, spitz, annähernd gleich. Ovar und Nüßchen konnten noch nicht untersucht werden.

Vorkommen: Im Bett von Wadis, zwischen Kalksteinfelsen; 200–800 m.

Verbreitung: Endemisch in der Dhofar Provinz von Oman; SEBALD (1987, Abb. 7).

Belege: RADCLIFFE-SMITH 5302, 5353, MILLER 2172, 2359, MC LEISH 302, BERKELEY 97, MACONOCHIE 3558. Ausführliche Liste bei SEBALD (1987:7).

Bemerkungen: *B. dhofarense* nimmt wie viele Arten aus der Dhofar-Provinz systematisch eine gewisse Sonderstellung ein. Die Art stimmt in den Merkmalen der Infloreszenz, des Calyx, der parallelfächrigen Antheren und des klar bifiden Stylus völlig mit den *Becium*-Arten des Subgenus *Becium* überein. Ein gravierender Unterschied sind dagegen die völlig geraden, nicht geknieten und nicht mit einem Anhängsel versehenen hinteren Stamina. Sie werden viel höher im Tubus frei als bei den anderen Arten. Unterhalb der Ansatzstelle sind sie allerdings behaart wie diejenigen anderer Arten im Bereich des Knies. Es scheint daher, daß diese behaarte Partie homolog ist

dem bei den anderen Arten geknieten, freien und nicht mit dem Corollatubus verwachsenen Teil.

Die von BAKER (1895) angegebene verwandtschaftliche Nähe zu *Orthosiphon stamineus* Benth. trifft mit Sicherheit nicht zu. Beide Arten haben nur gemeinsam die extrem lang exserten Stamina, in allen anderen relevanten Merkmalen sind sie völlig verschieden. Die langen Stamina sind wohl parallele Anpassungen im Rahmen einer vielleicht ähnlichen Bestäubungsbiologie.

Von den afrikanischen *Becium*-Arten könnte man wegen des ebenfalls strauchförmigen Wuchses und der geographischen Nähe das im äthiopischen Hochland verbreitete *B. grandiflorum* als näher verwandt vermuten. Doch *B. grandiflorum* zeigt bei den Merkmalen der hinteren Stamina die übliche Ausbildung und keine Annäherung zu *B. dhofarense*.

6.2. Subgenus *Monobecium* Sebald **subgen. nov.**

Typusart: *Becium irvinei* (Morton) Sebald.

Differt a subgenere *Becium* cymis unifloris et calyce dentibus lateralibus anterioribusque distincte separatis, omnibus fere aeque e basi deltoidea subulatis.

Das neue Subgenus besteht bis jetzt nur aus der Typusart.

2. *Becium irvinei* (Morton) Sebald **comb. nov.**

Basionym: *Ocimum irvinei* Morton in J. Linn. Soc. London, Botany, 58: 266 (1962); MORTON in Fl. West Trop. Afr. 2:451 (1963). – Typus: Ghana, Brong-Ahafo Region, from just south of the Adamsu Junction of the Berekum to Sampa road, 26. 4. 1958, MORTON A 3238 (holo. GC, iso. K, non vidi). – Ikon.: MORTON in J. Linn. Soc. London, Botany, 58: fig. 1 (1962). – **Abb. 30.**

Ausdauernde Pflanze, mehrstengelig aus holzigem Wurzelstock mit fleischigen, spindelförmigen Wurzeln; Stengel 20–40 cm hoch, nur spärlich verzweigt, fast kahl. Blätter linear, ganzrandig, am Rand oft halb eingerollt nach unten, spitz, basal allmählich verschmälert, sitzend, 20–50 mm lang, 1–4 mm breit, kahl, ober- und unterseits drüsig, meist aufwärts gerichtet und länger als die Internodien. Infloreszenz 5–20 cm lang, sehr locker, aus 4–16 ± gleichmäßig verteilten, nur zweiblütigen Scheinquirlen. Brakteen nur an der Spitze noch vorhanden, lanzettlich, 3–4 mm lang, an ihren Ansatzstellen rundliche napfförmige Drüsengebilde vorhanden. Pedicelli 1–3 mm lang, abgeflacht, vorwärts gerichtet sehr kurz behaart, ziemlich steil aufgerichtet, oberes Ende gebogen, Kelch daher geneigt. Calyx (Abb. 4) zur Blütezeit ca. 5 mm lang, reif hinten 6–9 mm, vorn 8–10 mm lang, außen kahl oder schwach behaart, drüsig; Tubus zylindrisch bis campanulat; Zahn A breit eiförmig, ca. 4 mm breit, freier Teil 2–3 mm lang, Rand als keilförmiger Flügel am Tubus noch etwa 2 mm herablaufend; seitliche Zähne C und C' gegen B etwa 3 mm, gegen D etwa 2 mm lang, aus etwas asymmetrischer, dreieckiger Basis in eine etwa 1 mm lange, subulate Spitze auslaufend; untere Zähne E und E' gegen D 3–4 mm lang, gegen F 2,5–3,5 mm lang, mit kurzer, schmal dreieckiger Basis und ca. 1,5–2,5 mm langer, gerader, subulater Spitze. Corolla 9–10 mm lang, rosa, seltener weiß, mit ca. 5–6 mm langem, trichterig erweitertem Tubus; Unterlippe 4–6 mm lang, breit ovat, ± abwärts gebeugt, Oberlippe so lang oder wenig kürzer als Unterlippe, mit 4 abgerundeten, etwas aufgerichteten Lappen. Vordere Stamina 8–10 mm exsert, kahl, an der Tubusmündung frei und frei voneinander; hintere Stamina 6–8 mm exsert, ca. 2 mm über Tubusbasis frei, nach 1 mm gekniet und mit kurzhaarigem, bandförmigen, stumpfem Anhängsel (ca. 0,7 ×

Abb. 30. *B. irvinei* (Geerling & Bokdan 2160 LD). – Maßstäbe Abb. 30–43: 5 cm. – Foto: H. Lumpe.

0,3 mm); Antheren ca. 1 mm lang, mit parallelen Fächern. Stylus-Äste ca. 1 mm lang, subulat, etwas spreizend. Nüßchen breit ellipsoidisch, 2,1 mm lang, 1,6 mm breit, verschleimend.

Chromosomenzahl: 2n = 32 (Morton 1962).

Vorkommen: Wechselfeuchte, in der Regenzeit sumpfige, später austrocknende Savannen.

Verbreitung: Ghana, Ivory Coast; Abb. 29.

Ivory Coast. Bouna: 8 km NW of Gue Auto (4.14 W, 9.18 N), 8. 3. 1968 fl., Geerling & Bokdam 2160 (K! LD!).

Ghana. W of Bimbila, 5. 1. 1959 fl., Akpabla 1853 (K!); 19. 3. 1958 fl., Hepper & Morton A3096 (K!); N of Drobo, 16. 4. 1960, Morton A3876 (K!), 16. 4. 1960 fl., Morton A3877 (K!).

Bemerkungen: *Becium irvinei* nimmt in *Becium* eine deutlich isolierte Stellung ein, da es durch die nur 2blütigen Scheinquirle und auch in der Kelchform abweicht. Beim Kelch sind die lateralen Zähne deutlich ausgebildet und die beiden unteren deutlich voneinander getrennt. Die Gründe, die Art von *Ocimum* nach *Becium* zu überführen, waren in erster Linie die Drüsengebilde an den Insertionsstellen der Brakteen und die parellelfächrigen Antheren. Beide Merkmale habe ich in dieser Ausprägung und in Kombination mit anderen Merkmalen (zum Beispiel hintere Stamina gekniet und mit Anhängsel, spitze Stylusäste, ziemlich weit exserte Stamina) nur bei *Becium* gefunden. Eine andere Möglichkeit wäre, bei sehr enger Auffassung des Gattungsbegriffs eine neue monotypische Gattung aufzustellen oder umgekehrt *Becium* in einer weit gefaßten Gattung *Ocimum* aufgehen zu lassen.

6.3. Subgenus *Becium*

Siehe die obige Gattungsbeschreibung ohne die Angaben für *B. dhofarense* und *B. irvinei*.

Wie schon im Abschnitt 3.6. erwähnt, können die meisten *Becium*-Arten an Hand der Kelchform zwei Gruppen zugeordnet, die in dieser Revision als Sektionen behandelt werden.

6.3.1. Sect. *Serpyllifolium* Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturkunde, Ser. A., 405:10 (1987)

Kelch vom *serpyllifolium*-Typ, das heißt laterale Kelchzähne durch einen deutlichen Sinus von den unteren getrennt; untere Kelchzähne zwischen sich mit deutlichem Sinus und ihre Rippen sich nicht berührend (Abb. 6, 7). Typusart: *Becium serpyllifolium* (Forssk.) Wood. Die Sektion besteht aus 4 Arten, die deutlich voneinander getrennte Areale vom südwestlichen Arabien bis in die östliche Kapprovinz Südafrikas besiedeln.

3. Becium ellenbeckii (Gürke) Cufodontis

Enum. Pl. Aeth.:849 (1963); Vollesen in Friis et al., Opera Bot. 63: 48 (1982); *Ocimum ellenbeckii* Gürke in Bot. Jahrb. Syst. 38:172 (1906); Gürke in Bot. Jahrb. Syst. 41:323 (1908). – Typus: Äthiopien, Arussi Galla-Hochland, 1000 m, im dichten Akazienwald bei Dageia, April 1901 fl., Ellenbeck 2008 (holo. B †). – Ikon.: Gürke, lit. cit. 41:322, fig. 3 E, F, G (1908). – **Abb. 5, 31.**

Strauch, 1–3 m hoch, reich verzweigt; Rinde grau; junge Triebe dicht mit kurzen, weißen, aufwärts gerichteten Haaren bedeckt; Haare einfach. Blätter ovat-ellip-

Abb. 31. *B. ellenbeckii* (THULIN et al. 3454 UPS). – Foto: H. LUMPE.

tisch-obovat, ganzrandig, stumpflich bis abgerundet, basal kurz keilförmig, 1–3 cm lang, 0,5–1,5 cm breit, sitzend oder kurz, bis 5 mm lang gestielt, unterseits weiß bis graugrün tomentellos bis strigulos, mit relativ kräftig hervortretender Nervatur, oberseits graugrün, tomentellos bis kurzhaarig. Infloreszenz locker und relativ kurz, bis 10 cm lang, aus 3–7 gleichmäßig verteilten Scheinquirlen. Calyx zur Blütezeit 4–6 mm lang, reif 8–11 mm lang, leicht abwärts geneigt, oft dunkel-violett überlaufen; Tubus röhrig, strigulos-kurzhaarig; Oberlippe breit ovat, etwas bespitzt, 4–6 mm breit, freier Teil 4–5 mm lang, Rand ziemlich schmal am Tubus herablaufend; seitliche Zähne mit 0,8–2,0 mm langer, subulater Spitze und breiter, stark asymmetrischer, gegen die Oberlippe fast geöhrter bis abgerundeter, ganzrandiger oder gezähnter Basis; untere Zähne 2–4 mm lang, mit kurzer, eng dreieckiger Basis und 1,5–3,0 mm langer, ± gerader, subulater Spitze. Corolla blaßlila oder rosa, 12–15 mm lang, außen ± dicht sehr kurz behaart; Tubus 5–7 mm lang, auf der adaxialen Seite in die 7–9 mm lange, ± ausgebreitete Oberlippe erweitert; Oberlippe mit 4 abgerundeten Loben; seitliche Loben relativ wenig kürzer als die mittleren, die etwa 1/3 der Oberlippen-Länge erreichen. Unterlippe breit ovat, tief konkav, an der Basis stark eingeschnürt, 4–7 mm lang. Stamina 12–20 mm aus dem Tubus exsert, die oberen 3–5 mm kürzer als die unteren und etwa 2 mm über die Insertationsstelle gekniet und mit einem behaarten, 1–2 mm langen Anhängsel; Antheren ca. 1,2 mm lang. Stylus etwa so lang wie die unteren Stamina, seine Äste ± gleich, 0,5–1,3 mm lang, spitz, öfters etwas spreizend.

Vorkommen: *Acacia-Commiphora*-Buschland, steinige Berghänge (auch auf Kalkstein); 1000–1700 m.

Verbreitung: Endemisch in Süd-Äthiopien; Abb. 27.

Äthiopien. Sidamo Prov. (SD): 102 km ESE Neghelli on Filtu road, 1300 m, 8. 5. 1974 fl., Gilbert 3388 (K!); 33 km of Neghelle on Filtu road, 1500 m, 20. 5. 1982 fl., Friis, Mesfin Tadesse & Vollesen 3144 (K!, UPS!); about 55 km SE of Neghelle, on the road to Filtu, 1300 m, 3. 11. 1972 fl., Friis, Gilbert, Rasmussen & Vollesen 930 (C!, BR!, K!, WAG!); 34 km on the Neghelle-Filtu road, 1650 m, 9. 5. 1980 fl., Thulin, Hunde & Tadesse 3454 (K!, UPS!); 38 km on the Neghelle-Filtu road, 1500 m, 12. 5. 1980 fl., Thulin et al. 3581 (K!, UPS!); Filtu, 24. 4. 1939 fl., Corradi 5534, 5536 (FI!); Bogolmagno, 23. 4. 1939 fl., Corradi 5517 (FI!); W de Filtu, 1972, Rippstein 858 (ALF!); Filtu, 12. 11. 1972 fl., Rippstein 811 (ALF!); Filtu vers Bardane, 12. 11. 1972 fl., Rippstein 785 (ALF!).

Bemerkungen: *B. ellenbeckii* wird an den Anfang der Sect. *Serpyllifolium* gestellt, da einige ihrer Merkmale relativ ursprünglich sein dürften: 1. Strauchförmiger Wuchs, 2. Zähnung der Kelchunterlippe noch nahe der ursprünglichen Form aus je zwei noch nicht allzu verschiedenen seitlichen und unteren Zähnen wie sie auch bei manchen *Ocimum*-Arten und anderen Gattungen der Ocimoideae vorkommt. Auffallend ist das relativ große Anhängsel der hinteren Filamente.

Der Typus der Art ist nicht mehr vorhanden. Isotypen sind bisher keine aufgetaucht. Doch ist die Art auf Grund der Beschreibungen und Abbildungen leicht ansprechbar, so daß die Zugehörigkeit der aufgeführten Belege zu dieser Art sicher ist.

4. *Becium serpyllifolium* (Forssk.) J. R. I. Wood

Kew Bull. 37/4: 602 (1983); *Ocimum serpyllifolium* Forssk., Fl. aeg.-arab. :110 (1775); Benth., Lab, gen. et spec.:9 (1832); Deflers, Voyage de Yemen:186 (1889); Deflers in Bull. Soc. Bot. Fr. 43:328 (1896); Blatter, Fl. arab. 4:367 (1923); Schwartz, Fl. trop. Arab.:231 (1939). – Typus: Yemen, in monte Chadra (Jabal Khadra), Forsskål (holo. C-herb. Forssk.!, iso. BM, LD-herb. Retzius!). – **Abb. 32**.

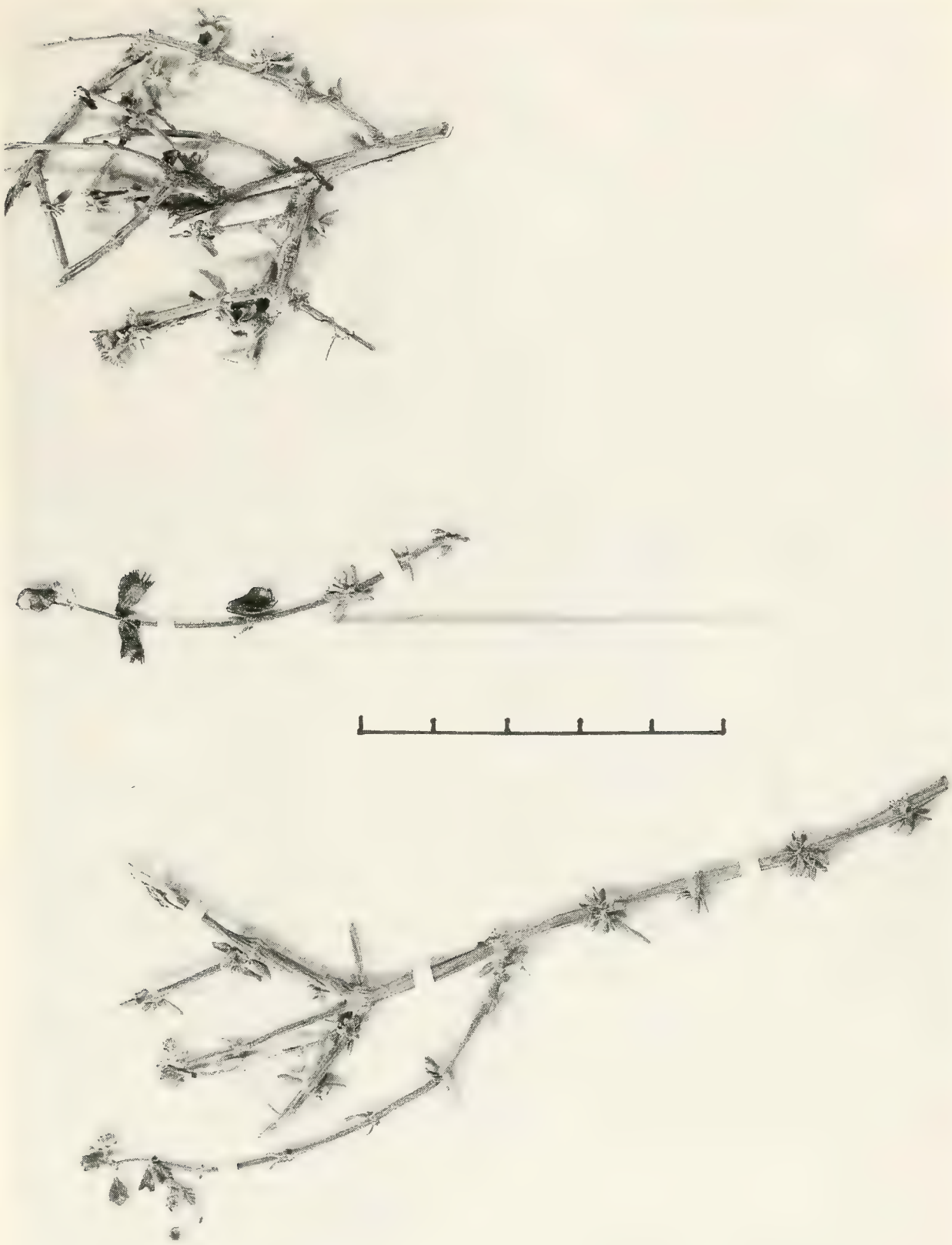


Abb. 32. *B. serpyllifolium* (THULIN 4369 UPS). – Foto: H. LUMPE.

Kleiner, reich verzweigter Strauch oder Halbstrauch, 0,1–1,0 m hoch; ältere Zweige mit grauer Rinde, junge Zweige dicht mit weißen, sehr kurzen, rückwärts angedrückten Haaren bedeckt; Haare einfach. Blätter obovat, spathulat, oblanceolat bis elliptisch, ganzrandig, stumpf, basal keilförmig, 0,3–2,0 (–4,0) cm lang, auf beiden Seiten tomentellos bis strigulos, weißlich, oder oberseits auch fast kahl, sitzend oder kurz gestielt, oft gefaltet, öfters Blattscheinquirle durch gestauchte, axilläre Kurztriebe bildend. Infloreszenz 2–12 (–17) cm lang, locker, aus wenigen oder bis zu 10, gleichmäßig verteilten Scheinquirlen; Pedicelli weniger stark aufrecht als bei anderen Arten, zur Blütezeit bis 2 mm, später 3–4 mm lang. Calyx zur Blütezeit 3–5 mm, reif 7–9 mm lang, außen puberulus; Tubus kurzröhrig; Oberlippe beinahe rundlich, kurz herablaufend, oft dunkelbraun-violett überlaufen, 3–5 mm breit, freier Teil 2,5–3,0 mm lang; die seitlichen Zähne bilden mit ihrer stark verbreiterten adaxialen Schulter den schiefen bis gebogenen, gezähnelten seitlichen Kelchrand; untere Zähne 1,5–3,0 mm lang, aus schmal dreieckiger Basis in subulate, gerade Spitze auslaufend; zwischen den seitlichen und den unteren Zähnen und zwischen den letzteren annähernd gleich tiefe und weite Buchten vorhanden. Corolla blaßlila oder weiß, 8–12 mm lang; Tubus 4–6 mm lang, etwa ab der Hälfte in die ± ausgebreitete Oberlippe erweitert; Lappen der Oberlippe abgerundet, die mittleren fast halb so lang wie die ganze, 4–7 mm lange Oberlippe; Unterlippe 3–5 mm lang, breit elliptisch, konkav, öfters herabgeschlagen. Stamina 10–14 mm aus dem Tubus exsert, die hinteren ein wenig bis deutlich kürzer als die vorderen, am Knie verbreitert, ohne oder mit bis 1 mm langem, behaartem Anhängsel; Antheren 1,0–1,5 mm lang. Stylus-Äste etwa gleich lang, 0,5–1,0 mm, etwas stumpflich. Nüßchen ellipsoidisch-länglich, 1,8–2,8 mm lang, 1,2–2,0 mm breit.

Vorkommen: Felsig-steinige oder grasige Hänge; 1000–2450 m.

Verbreitung: Nord-Somalia; südwestliches Saudi-Arabien, Yemen; Abb. 28.

Somalia. Northern: 1–2 km W of Erigavo, 1800 m, 14. 11. 1982 fl., Thulin 4369 (UPS!).
Saudi-Arabia. Jebel Fayfa about 100 km NE of Qizan, 1070 m, 20. 11. 1981 fl., Collenette 3161 (E!, K!); Wadi as-Sudr, 45 km SE Abha, 30. 12. 1983 fl., Nasher s. n. (E!); 12 km S of Zahran, Abha-Nayrab road, 1980 m, 20. 2. 1982 fl., Collenette 3296 (E!); Jebel Teefa, 1520 m, 11. 4. 1982 fl., Grainger 553 (E!);
Yemen. Hills immediately SW of Sana'a, 2300 m, 15. 8. 1977 fl., Radcliffe-Smith & Henchie 4608 (K!); Makhdaneh NE of Dhamar, 2280 m, 1976 fr., Alles 21 I (K!); Jibla, 2000 m, 26. 10. 1975 fl., Hepper 6086 (K!); Qaidah, 1800 m, 2. 9. 1976 fl., Wood 1129 (E!, K!); Jebel Merbish Salfyah Rayman, 2000 m, 10. 10. 1979 fl., Gillespie 55 (K!); between J. Masar and Hayara in the Haraz, 2400 m, 8. 6. 1979 fl., Wood 2838 (K!); Bet al Allarei bei Menacha, 2200 m, 10. 3. 1889 fl., Schweinfurth 1743 (G!); 79 km S of Sana'a, on W of Dhamar road, 2450 m, 25. 8. 1977 fl., Radcliffe-Smith 4754 (K!); Wasab al-Aly, Region Sug ar-Rubu, ca. 40 km NNW of Ibb, 1500–2000 m, 16. 9. 1978 fl., Miller 88 (E!); Ibb Prov., below Najd al Ahmar, 2120 m, 6. 7. 1984 fl., Gordon 648 (E!), 650 (E!); S of Najd al Ahmar, 3.7. 1984 fl., Gordon 631 (E!); Al Juma, ca. 20 km N of Madinat, 2150 m, 1. 9. 1983 fl., Gordon 231 (E!); Jabal Raymah ESE of Hodeidah, 2200 m, 20. 3. 1984 fl., Miller & King 5290 (E!); Kuhlan to Hajjah road, 1760 m, 27. 3. 1981 fl., Miller & Long 3240 (E!); Sadah-Khawlan track (16.57 N/ 43.28 E), 2070 m, 5. 2. 1979 fl., Wood, D. Y1021 (E!).

5. *Becium burchellianum* (Benth.) N. E. Br.

Fl. cap. 5/1:232 (1910); Codd in Fl. South. Afr. 28/4:227 (1985); *Ocimum burchellianum* Benth., Lab. gen. et spec.: 8 (1832); Benth. in DC., Prodr. 12:36 (1848); Benth., Lab. gen. et spec.:707 (1835) pro syn. *O. serpyllifolium* Forssk. – Lecto-Typus: South Africa, Cape prov., Middelburg Distr., between Seven Fontein and Wagenpads Berg, 26. 3. 1813, Burchell 2812 (holo. K!, iso. PRE). – **Abb. 6, 7, 33.**

Abb. 33. *B. burchellianum* (Bayliss 6072 SRGH). – Foto: H. Lumpe.

Syn.: *Ocimum helianthemifolium* Hochst. in Flora 28:67 (1845); Krauss, Beitr. Fl. Cap- und Natallandes: 131 (1846); Benth. in DC., Prodr. 12:36 (1848); N. E. Br. in Fl. cap. 5/1:233 (1910) pro syn. *Becium burchellianum*. – Typus: Südafrika, Kap-Provinz, Uitenhage, April 1839, Krauss 1121 (holo. TUB!, iso. G!).

B. burchellianum stimmt im wesentlichen mit *B. serpyllifolium* überein, so daß auf die dortige Beschreibung verwiesen werden kann. Die kleineren, aber offenbar konstanten Unterschiede sind folgende: Stamina nur 6–9 mm aus dem Tubus exsert bei *B. burchellianum*; bei *B. serpyllifolium* sind es 10–14 mm. Die Pedicelli sind bei *B. burchellianum* zur Blützeit oft schon über 2 mm lang, später oft über 3 mm, bei *B. serpyllifolium* sind sie selten über 2 mm, später über 3 mm lang. Diese kleinen Unterschiede würden wohl kaum die Beibehaltung in zwei getrennte Arten rechtfertigen, sondern eher für die Einstufung als Unterarten sprechen. Es wurde jedoch darauf verzichtet, da es nicht ausgeschlossen werden kann, daß noch weitere, gewichtigere Unterschiede gefunden werden. Die Areale beider Sippen sind weit voneinander getrennt. Die Zuordnung von Belegen bereitet daher schon aus geographischen Gründen nie Schwierigkeiten.

Vorkommen: Felsige-steinige Berghänge mit karroider Vegetation; 200–1800 m.

Verbreitung: Südafrika (nur östliche Kapprovinz); Abb. 28; siehe auch Codd (1985: 227).

South Africa. Eastern Cape Prov.: Middelburg Distr.: 25 mls NE of Lowin, 10. 3. 1952 fl., Theron 1235 (K! PRE!); Sneeuwbergen, zwischen Compasberg und Rhinosterberg, 1500–1800 m, 1836–37, Drège s. n. (K!, S!). – Tarkastad Distr.: 11 mls. NW of Tarkastad, 18. 1. 1954 fl., Theron 1966 (K!); Tarkastad, Shaw s. n. (W!); Graaff-Reinet, 900–1200 m, Aug. 1837, Drège s. n. (S!); Graaff-Reinet, Bolus 56 (S!); Graaff-Reinet, hills above Valley of Desolation, 28. 11. 1977 fl., Hilliard & Burtt 10747 (E!, K!); Aberdeen, to the north side of the Lootsberg Pass, 10. 4. 1934 fl., Gilliland A 181 (BM!). – Cradock Distr.: Bergkwagga Park, 1500 m, 20. 3. 1969 fl., Muller 536 (LISC!, PRE!, S!); s. loco spec., 25. 2. 1953 fl., Brynard 194 (PRE!); Bergkwagga, Babylons Toren, 1430 m, 19. 12. 1968 fl., Penzhorn 5814 (PRE!); Cradock, Doornkloof, 21. 12. 1950 fl., van Zinderen Bakker 245 (PRE!). – Somerset East Distr.: Zuurberg, 1060 m, 14. 4. 1963 fl., Bayliss B5/1253 (K!, M!, PRE!); pr. Somerset East, 700 m, Mac Owan 367 (ZT!); Baviaanskloof, 300 m, 14. 10. 1975 fl., Bayliss 7121 (B!, BR!, G!, HBG!). – Albany Distr.: 20 mls from Grahamstown, Hell Poort, July 1929, Dyer 1947 (K!); 48,8 mls from Grahamstown on Bedford road, 600 m, 18. 3. 1954 fl., Comins 771 (K!); Fort Brown, 300 m, 30. 9. 1975 fl., Bayliss 6072 (PRE!, SRGH!); Sheldon, 500 m, 8. 5. 1973 fl., Bayliss 314 (C!, K!, PRE!); prope Little Fish River, 450 m, Bolus 1949 (S!) Bothasberg, am Groot-Vishrivier, Ecklon & Zeyher s. n. (HBG!), Zeyher (BREM!); Botha's Hill, 11. 5. 1974 fr., Taylor & Edwards 8721 (PRE!); Inter Konab- et Katrivier, 1836, Ecklon s. n. (GOET!); 6 mls from Kommadagga, farm Rietfontein, 500 m, 4. 1. 1975 fl., Raulstone 51 (E!); 12 km from turnoff on road to Committeesdrift road, 12. 10. 1980 fl., Germishuizen 149 (K!); Grahamstown, 550 m, Rogers 30098 (BM!, G!); Hill N of Piggot Bridge, 8. 2. 1982 fl., Skead s. n. (PRE!); Coniston near Fort Brown, 14. 2. 1974 fl., Webster 9 (PRE!). Sine loco: Ecklon & Zeyher s. n. (O!, S!), 667 (C!); Drège s. n. (LD!, G!, GOET!); von Ludwig s. n. (STU!); Zeyher 1354 (BM!).

6. *Becium fimbriatum* (Briquet) Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 405:10 (1987); *Ocimum fimbriatum* Briquet in Bot. Jahrb. Syst. 19:161 (1894); Baker in Fl. Trop. Afr. 5:342 (1900). – Typus: Angola, Malandsche, auf trockenem Boden, Juli 1879, von Mechow 165 (holo. B †, iso, BR!). – **Abb. 8, 11, 34.**

Syn.: *Becium cameronii* (Baker) Cribb in Cribb & Leedal, Mount. Fl. S. Tanz.: 113 (1982); *Ocimum cameronii* (Baker) Fries, Wiss. Erg. Schwed. Rhod.-Kongo-Exp. 1911–12, 1: 286 (1916); *Orthosiphon cameronii* Baker in Kew Bull. 1895: 72 (1895); Fl. Trop. Afr. 5: 374 (1900). – Typus: Lake Tanganyika, 1893, Carson 81 (holo. K!).
Orthosiphon angolensis G. Taylor in J. Bot. London 69, Suppl. 2:154 (1931). – Typus: Angola, Malange Distr., N'Gollo, Gossweiler 1028 (holo. BM!, iso. K!).

Abb. 34. *B. fimbriatum* (von Mechow 165 BR, Isotypus). – Foto: H. Lumpe.

Ocimum knyanum var. *astephanum* Baker in Fl. Trop. Afr. 5: 346 (1900) pro parte quoad syntypum: Lower plateau N of Lake Nyassa, THOMSON s. n. (holo. K!); vide syn. *Becium obovatum*.
Ocimum andongense Hiern, Cat. Welw. Afr. Pl. 1:850 (1900); BAKER in Fl. Trop. Afr. 5:523 (1900). – Typus: Angola, Cuanza Norte, Pungo Andongo, in a sandy thicket between Cazella and Luxillo, 18. 10. 1856 fl., WELWITSCH 5769 (holo. BM!).
Ocimum odontosepalum S. Moore in J. Linn. Soc., Bot., 40:170 (1911). – Typus: Zimbabwe, Melsetter, 6000 ft., Oct. 1905 fl., SWYNNERTON 6087 + 6088 (holo. BM!).
(?) *Hemizygia tuberosa* Hiern, Cat. Afr. Pl. Welwitsch 4:852 (1900); *Ocimum tuberosum* (Hiern) Baker in Fl. Trop. Afr. 5:522 (1900). – Typus: Angola, Pungo Andongo, 1857, WELWITSCH 5565 (non vidi). Ex descriptione und nach ASHBY (1938:47) ist diese Art mit *B. fimbriatum* identisch.

Perennierend, oft mit mehreren aufrechten bis aufsteigenden, 10–70 cm hohen Stengeln aus holzigem Wurzelstock; Haare einfach; sehr kurz oder bis 1,5 mm lang; Stengel fast kahl oder abstehend behaart, oft zusätzlich kurzstielige Drüsenhaare. Blätter schmal verkehrt-lanzettlich bis verkehrt-eiförmig, selten breit eiförmig, ganzrandig oder ± gesägt, spitz bis stumpf, basal keilförmig verschmälert, selten etwas abgerundet, 2–13 cm lang, sitzend oder bis ca. 1,5 cm lang gestielt, kahl oder etwas behaart. Infloreszenz 8–20 (–30) cm lang, aus 4–12 (–16) Scheinquirlen, oft sehr locker und die unteren Scheinquirle mit großen Abständen (bis zu 10 cm); subflorales Internodium oft verlängert (bis 20 cm). Calyx zur Blütezeit 6–9 mm lang, später 8–14 mm lang; oft violett überlaufen, außen etwas kurzhaarig, seitlicher Rand nicht ciliat; Oberlippe breit abgerundet, oft etwas bespitzt, 4–5 mm breit, freier Teil 3–5 mm lang, am Tubus herablaufend; seitliche Zähne nur wenig kürzer als die unteren, gegen diese eine deutliche, 2–4 mm tiefe Bucht bildend, gegen die Oberlippe ein gezähnte, 2–4 mm breite, ± gebogene, im spitzen Winkel anschließende Schulter bildend; untere Zähne 2,5–5,0 mm lang, aus schmal dreieckiger Basis subulat, voneinander durch eine tiefe Bucht betrennt; die Rippe zwischen ihnen bis in die Bucht verlaufend. Corolla weiß, öfters violett überlaufen, (13–) 17–25 mm lang; Unterlippe (6–) 8–12 mm lang, breit elliptisch-kahnförmig, vorgestreckt; Tubus 8–12 mm lang, auf der hinteren Seite trichterförmig in die 8–12 mm lange Oberlippe erweitert, diese am Rand vierlappig mit relativ kleinen 2–4 mm langen, obovaten Mittellappen und 2–3 mm breiten und 1–2 mm langen abgerundeten Seitenlappen. Vordere Stamina 15–22 mm aus dem Tubus exsert, an der Tubusspitze frei werdend, öfters noch ein kurzes Stück (2–3 mm) miteinander verwachsen. Hintere Stamina deutlich kürzer, etwa 1–2 mm von der Tubusbasis frei werdend, nach weiteren 2–4 mm gekniet, verbreitert und dicht behaart, aber ohne deutliches Anhängsel; Antheren 1,3–2,0 mm lang. Stylus-Äste 1,5–2,2 mm lang, gleich oder mäßig ungleich; Stylus etwa so lang wie vordere Stamina, kahl. Nüßchen etwa 2,5–3,0 mm lang, 1,6–2,0 mm beit, länglich-obovat, verschleimend.

Vorkommen: Miombo-Wälder, Savannen, Grasland,besonders auch auf jährlich abgebrannten Stellen, an Damborändern, zwischen Felsen, auf sandigem bis torfigem Boden.

Variabilität: Die Art zeigt eine beträchtliche, teilweise geographisch gebundene Variabilität, besonders in der Wuchs- und Blattform, die die Abtrennung von 4 Varietäten erlaubt, von denen 3 schon früher als eigene Arten beschrieben wurden.

Bestimmungsschlüssel für die Varietäten:

1 Blätter sehr schmal, linear bis linear-lanzettlich, ganzrandig . b. var. ***angustilanceolatum***
– Blätter breiter **2**
2 Blätter klein, kaum 1 cm lang, ganzrandig . . . . . e. var. ***microphyllum***
– Blätter größer, meist gesägt oder gezähnt **3**

3 Blätter breit eiförmig-elliptisch bis fast rundlich 4
– Blätter meist verkehrt-lanzettlich bis verkehrt-eiförmig; Stengel aufrecht bis aufsteigend . . . . . a. var. *fimbriatum*
4 Stengel oft niederliegend-aufsteigend mit wenigen Blattpaaren . . . . . c. var. *ctenodon*
– Stengel aufrecht, sehr kräftig, mit langen Internodien; Blätter sehr groß und oft lang gestielt, grob gesägt-gekerbt . . . . . d. var. *bequaertii*.

a. var. *fimbriatum* (Synonyme siehe oben)

Blätter meist verkehrt-lanzettlich bis verkehrt-eiförmig und fast immer ± gesägt; Corollagröße im mittleren bis oberen Bereich der Variationsbreite.

Verbreitung: Zaire (V, VIII, XI); Burundi; Tansania (T1, T4, T5, T7, T8); Angola; Zambia (N, B, W, E); Malawi (N); Zimbabwe (E) Mocambique (N); 500–2250 m. Abb. 22.

Zaire. Bas-Katanga (V): Pastorale Section Lualu, Nov. 1931 fl., Quarre 2784 (BR!). – Lac Albert (VIII): Mahagi, Olango, Scops 145 (BR!). – Haut-Katanga (Shaba) (XI): Mokambo-Lubumbashi, zone Sakania, 13. 11. 1986 fl., d'Hose 87 (BR!); Mission de Baudoinville, 1100 m, Nov. 1945 fl., Quarre 7445 (BR!); Plateau de Biano, entre Dilungu Yulu et Kansenia, 1600 m, 19. 6. 1958 fl., Symoens 5887 (BR!); Plateau des Kundelungu, Katshupa, 1690 m, 17. 10. 1966 fl., Malaisse 4659 (BR!); entre Kasinga et Kalule, 16. 8. 1977 fl., Wechuysen 701 (BR!); Kasama, Riv. Katobo, 18. 10. 1958 fl., Huart 20 (BR!); Kwatebala, 31. 5. 1980 fr., Malaisse 10916 (BR!); Dikulushi, 1000 m, 25. 10. 1980 fr., Malaisse 11145 (BR!); Chabara, 30. 10. 1980, Malaisse 10863 (BR!); Luishia, 30. 4. 1979 fr., Malaisse 9776 (BR!).

Burundi. Ruyigi Prov.: 8 km au nord de Kinyinya, 1400 m, 9. 2. 1978 fl., Reekmans 7304 (BR!, K!). Mosso, 29. 8. 1982 fl., Michel 3783 (BR!); Kitega, colline Nyambega, 1600 m, 23. 8. 1957 fl., van der Ben 1629 (BR!).

Tansania. Lake (T1): Biharamulo, Lusahanga, 1370 m, 15. 10. 1960 fl., Tanner 5300 (WAG!). – Western (T4): Buha Distr.: Just outside Kibondo on Biharomulo road, 16. 7. 1960 fl., Verdcourt 2875 (EA!); Mpanda Distr.: Mlala Hills near Kapapa Camp, 1050 m, Richards 11591 (BR!, K!); Rungwe village – Iyonga Road, 1080 m, 25. 10. 1960 fl., Richards 13383 (K!); Ufipa Distr.: Chapota, 1800 m, 3. 12. 1949 fl., Bullock 1985 (B!, BR!, K!, S!); Tabora Distr.: 22 km SSE of Igalula, 1300 m, 16. 12. 1966 fl., Schulze 208 (B!). – Central (T5): Dodoma Distr.: Rungwa Game Reserve, near Bagamoyo, 1320 m, 20. 1. 1969 fr., Chabwela 3983 (EA!). – Southern Highlands (T7): Mbeya Distr., Ilindi Unyika, 1700 m, 10. 10. 1971 fl., Leedal 738 (EA!, K!); Mbeya – Tunduma road, 30 miles from Tunduma, 25. 11. 1970 fl., Cameron 40 (EA!); Rungwe Distr., Mlale Ulambya, 5. 10. 1971 fl., Leedal 684 (EA!, K!); Mbosi, 1935, Horsbrugh-Porter s. n. (BM!); Iringa Distr.: Ruaha Nat. Park, at Magangwe air strip, 1340 m, 15. 12. 1972 fl., Bjornstad 2102 (K!); Mufindi, 21. 12. 1968 fl., Gardiner DSM 695 (K!); Kenyangesi Air Strip, 920 m, 2. 12. 1970., Greenway & Kanuri 14705 (EA!); Njombe, 28. 12. 1931 fl., Lynes 57 (K!); Milo Mission, Milo Forest, 2100 m, 29. 1. 1961 fl., Richards 14038 (K!). – Southern (T8): Songea Distr.: Songea, 1080 m, 5. 1. 1956 fl., Milne-Readhead & Taylor 8138 (B!, BR!, K!, LISC!); Gumbiro, 900 m, 24. 1. 1956 fl., Milne-Redhead & Taylor 8414 (B!, BR!, EA!, K!, LISC!); 29 km from Songea on Lindi road, 960 m, 18. 11. 1966 fl., Gillett 17892 (EA!).

Angola. Cuanza Norte: Pungo Andongo, 18. 10. 1856 fl., Welwitsch 5769 (BM!). – Malange: Capunda, Mulundo, 7. 8. 1965 fl., Henriques 582 (K!, LISC!); N'Gollo, Gossweiler 1028 (BM!, K!). – Bie: General Machado-Cuanza, 1247 m, 2. 11. 1965 fl., Teixeira et al. 9155 (LISC!).

Zambia. Northern (N): Mbala Distr.: Kalambo Falls, 1200 m, 25. 11. 1970 fl., Sanane 1447 (K!, UPS!); Lungu Forest, 12 km from Kalambo Falls on road to Mbala, 1560 m, 11. 1. 1975 fl., Brummitt & Polhill 13719 (K!); Abercorn, 14. 12. 1949 fl., Bullock 2101 (K!); Luwingu Distr.: Luwingu, 24. 10. 1911 fl., Fries 1092 a (UPS!); Fort Rosebery, 14. 11. 1964 fl., Mutimushi 1103 (K!); 18 km from Tunduma on road to Mbala, 1350 m, 10. 1. 1975 fl., Brummitt & Polhill 13695 (K!); Mpika, 1200 m, 29. 12. 1958 fl., Stewart 152 B (K!); Kafulafuta River, 28. 12. 1907 fl., Kässner 2248 (BM!, E!, K!, Z!). – Barotseland (B): Balovale, 23. 9. 1964 fl., Fanshawe 8923 (K!, SRGH!); Chilongwelo, plain of death, 1470 m, 10. 12. 1954 fl., Richards 3562 (BR!, K!); Chibuluna, 28. 12. 1966 fl., Duff 44 (SRGH!); – Western (W): Mwinilunga Distr.: Slope E of River Lunga at Mwinilunga, 24. 11. 1937 fl., Milne-Redhead 3377 (BR!, K!, LISC!);

Matonchi Farm, 1. 9. 1930 fl., Milne-Redhead 1011 (BM!, K!), 1016 (K!), 5. 10. 1937 fl., Milne-Redhead 2583 (BM!, K!); Mufulira Distr.: Copperbelt Regional Station, 15. 3. 1966 fl., Lawton 1370 (SRGH!); Mufulira, Nov./Dec. 1947 fl., Cruse 55, 203 (K!); Solwezi Distr.: Solwezi Dambo, 10. 9. 1952 fl., Angus 395 (K!); 55 km NE of Kasempa, 26. 1. 1975 fl., Brummitt et al. 14147 (K!); Chingolola-Solwezi, 29. 9. 1947 fl., Greenway & Brenan 8125 (BM!, K!); Nkana-Kitwe, 1200 m, 16. 9. 1959 fl., Stephard 89 (K!); Kitwe, 20. 12. 1973 fr., Fanshawe s. n. (K!); Solwezi, Sept. 1962 fl., Holmes 1513 (K!); Ndola, 1300 m, 8. 12. 1960 fl., Wilberforce 16 (K!); 14. 12. 1953 fl., Fanshawe 586 (K!). – Eastern (E): Nyika Plateau, near Zambia Rest House, 2250 m, 11. 11. 1967 fl., Richards 22466 (SRGH!).
Zimbabwe. Eastern (E): Umtali Distr.: Mt. Nuza, 1800 m, June 1934 fl., Gilliland 549 (K!); Mkondwe, 6. 12. 1968 fl., Wild 7744 (K!, LISC!, SRGH!, UPS!); Melsetter Distr.: Tarka Forest Reserve, 1000 m, Nov. 1968 fl., Goldsmith 163/68 (B!, K!, LISC!, SRGH!, UPS!), 135/68 (K!, SRGH!).
Malawi. Northern (N): Karonga Distr.: 16 mls W of Karonga, 620 m, 3. 1. 1974 fl., Pawek 7736 (K!); 5 mls NW of Karonga, 500 m, 18. 2. 1953 fl., Williamson 166 (BM!, LISC!); Nyika Nat. Park, road from Chelinda to Kaperekezi entrance, 1700 m, 11. 12. 1981 fl., van der Linden 272 (BR!); Nyika Plateau: 1 mile from Zambia Rest House, 2250 m, Richards 22738 (K!, SRGH!); just inside park barrier, 1900 m, 17. 10. 1975 fl., Pawek 10252 (SRGH!); Nyika Plateau, Cottrell 47, 166, 176 (SRGH!), Pawek 7954 (SRGH!); Rumphi Distr., Top of Katumbi Escarpment 26 mls N of Rumphi, 1370 m, 26. 12. 1970 fl., Pawek 4154 (K!); Mzimba Distr.: Vipya Plateau, 37 mls SW of Mzuzu, 1700 m, 24. 11. 1972 fl., Pawek 5995 (K!, SRGH!).
Mocambique. Niassa (N): Marrupa, 28. 1. 1981 fl., Nuvunga 418 (K!); Mandimba, 20. 11. 1941 fl., Hornby 3481 (K!).

b. var. *angustilanceolatum* (DeWildeman) Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 405:10 (1987); Basionym: *Ocimum angustilanceolatum* DeWildeman, Contrib. Fl. Katanga: 179 (1921); Ann. Soc. Sc. Brux. 41:16 (1921). – Typus: Katanga, Vallée du plateau de Biano, Esschen-Plateau, Nov. 1912, Homblé 866 (holo. BR!). – **Abb. 35**.

Blätter sehr schmal, linear bis schmal linear-lanzettlich, 2–12 cm lang, 0,1–0,6 cm breit, ganzrandig, höchstens einzelne Zähne vorhanden, Rand nicht oder nach unten eingerollt, teilweise auffallend kräftige, ± parallel laufende Seitenadern; Corollagröße eher im unteren bis mittleren Bereich der Variationsbreite.

Verbreitung: Zaire (Haut-Katanga) (Shaba) XI; Zambia (N, W); 1200–1800 m; Abb. 23.

Zaire. Haut-Katanga (Shaba) (XI): Plateau de Biano, Nov. 1912 fl., Homblé 866 (BR!), 24. 8. 1971 fl., Thoen 4868 (BR!); Parc National de l'Upemba: Lusinga, 1760 m, 31. 7. 1947 fl., de Witte 2712 (BR!); Luscufa, 1800 m, 20. 6. 1949 fl., de Witte 6820 (BR!); entre Kalanga et Kasila, 1210 m, 18. 5. 1949 fl., de Witte 6380 (BR!); 4. 8. 1949 fl., de Witte 7228 (BR!); Mitwaba, 1550 m, 18. 10. 1958 fl., Lukuesa 485 (BR!); Mwanza-Mitwaba, 22. 8. 1953 fl., Desenfans 4179 (BR!); entre Sengwa et Bungushi, 17. 8. 1953 fl., Desenfans 3983 (BR!); Kahumbwe, 17. 11. 1980 fr., Malaisse 11213 (BR!); N de Tenke, 1800 m, 4. 8. 1948 fl., Duvigneaud 1321 (K!); Lubudi, 1937 fl., Cabu 55 (BR!); Vallée de la Lubumbashi, Avril 1946 fl., Quarre 7972 (BR!); Chilasimba, 9. 8. 1977 fl., Wechuysen 662 (BR!); Parc National de l'Upemba: Kiamakoto, 1100 m, de Witte 6552 (BR!).
Zambia. Northern (N): Kawambwa Distr.: 17. 9. 1969 fl., Fanshawe 10665 (SRGH!); Kawambwa, Ntenke, 10. 9. 1963 fl., Mutimushi 458 (SRGH!); Kawambwa-Fort Rosebery road, 10 mls from K., 1290 m, 27. 11. 1961 fl., Richards 15390 (K!); Nchelengi road, 10 mls from Kawambwe, 1290 m, 29. 11. 1961 fl, Richards 15444 (K!). – Western (W): Mwinilunga Distr.: S of Matonchi Farm, 5. 10. 1937 fl., Milne-Readhead 2583 (BR!, LISC!).

c. var. *ctenodon* (Gilli) Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 405:10 (1987); Basionym: *Becium ctenodon* Gilli in Ann. Naturhist. Mus. Wien 77:31 (1973). – Typus: Tansania, Matengo-Hochland WSW Songea, Buschgehölze bei Ugano, 1400–1600 m, 4. 12. 1935, Zerny 117 (holo. W!). – **Abb. 36**.

Abb. 35. *B. fimbriatum* var. *angustilanceolatum* (HOMBLÉ 866 BR, Holotypus var.). – Foto: H. LUMPE.

Abb. 36. *B. fimbriatum* var. *ctenodon* (RICHARDS 10585 K). – Foto: H. LUMPE.

Blätter auffallend breit eiförmig-elliptisch bis fast rundlich, gesägt; Stengel oft basal niederliegend und verzweigt, aufsteigende Blütentriebe nur mit einem oder wenigen Blattpaaren, meist nur 10–30 cm hoch; Infloreszenz oft mit verlängertem, fast schaftartigem, subfloralem Internodium; Corollagröße im mittleren bis oberen Bereich der Variationsbreite.

Verbreitung: Zaire (XI); Tansania (T3, T4, T7, T8); Malawi (N); 600–2100 m; Abb. 24.

Zaire. Haut-Katanga (Shaba) (XI): Parc National de l'Upemba, Karkunda, 1400 m, 26. 11. 1947 fl., DE WITTE 03099 (BR!); Marungu, Ferme Dekimpe, 1600 m, Dec. 1945 fl., QUARRE 7613 (BR!); Dikulushi, 1000 m, 25. 10. 1980 fl., MALAISSE 11170 (BR!); Mankebwe, 27 km NO Lubumbashi, 27. 11. 1961 fl., SCHMITZ 7493 (BR!); 18 km S de Pepa, 28. 6. 1957 fl., DUVIGNEAUD 3760 (BRLU!); Kamatanda, 12. 11. 1959 fl., DUVIGNEAUD 4078 (BRLU!); Kambove-Kamoia, 13. 11. 1959 fl., DUVIGNEAUD 4090, 4102 (BRLU!); Tantara, 23. 12. 1959 fr., DUVIGNEAUD 4755 (BRLU!); 13 km W de Mukumbi, 28. 12. 1959 fl., DUVIGNEAUD 4795 (BRLU!). Die vorhergehenden DUVIGNEAUD-Belege wurden „in schedis" von AYOBANGIRA mit dem zum Zeitpunkt der Drucklegung dieser Revision noch nicht publizierten Namen *Becium duvigneaudii* belegt. Sollte er publiziert werden, müßte er als Synonym für die var. *ctenodon* betrachtet werden.
Tansania. Tanga (T3): Lushoto Distr., Silviculture Nursery, SHABANI 943 (EA!). – Western (T4): Ufipa Distr.: New Sumbawanga-Abercorn road by turning to Chapota, 1800 m, 19. 10. 1959 fl., RICHARDS 11510 (BR!, K!); Mpui, 1. 12. 1954 fl., RICHARDS 3510 (K!); Chala Mt., 1800 m, 13. 12. 1956 fl., RICHARDS 7242 (K!); Nkundi-Namwele, 17. 11. 1949 fl., BULLOCK 1417 (K!); Mpanda Distr.: Katuma-Mwese, 1200 m, 2. 12. 1956 fl., RICHARDS 7110 (K!); Kalungu Hill, 1200 m, 6. 12. 1958 fl., ANSLEY 3 (K!); Mpanda-Uvinza road, 1050 m, 1. 12. 1956 fl., RICHARDS 7093 (K!); Ikola-Mpanda Road, 20 mls from Ikola, 1050 m, 8. 11. 1959 fl., RICHARDS 11752 (K!); Sibwesa, 1150 m, 1969 fl., KIELLAND 10 (EA!). – Southern Highlands (T7): Mbeya Distr.: Mbosi Circle Judyland Farm, 1400 m, 10. 1. 1961 fl., RICHARDS 13812 (B!, BR!, K!); Chimala River, 2100 m, 4. 12. 1963 fl., RICHARDS 18556 (BR!, EA!, K!); Mbozi, 1600 m, 19. 11. 1932 fl., DAVIES 651 (K!); Mbozi, Sept. 1935 fl., HORSBRUGH-PORTER s. n. (BM!); Mbozi Plateau, 30 mls N of Tunduma, 1500 m, 17. 11. 1958 fl., NAPPER 928 (K!); Chunya Distr.: Lupa Forest Reserve, 1400 m, 5. 3. 1963 fl., BOALER 862 (K!); 5 km E of Chunya, 1580 m, 22. 12. 1961 fl., BOALER 366 (K!); Iriji, Unyiha, 22. 12. 1973 fl., LEEDAL 1449 (EA!). – Southern (T8): Matengo-Hochland WSW Songea bei Ugano, 1400–1600 m, 4. 12. 1935 fl., ZERNY 117 (W!); Kigonsera, 60 km W of Songea, 1200 m, 23. 12. 1973 fl., MHORO 1751 (EA!).
Malawi. Northern (N): Chitipa Distr.: 5 mls. NE of Chendo, 1390 m, 2. 1. 1977 fl., PAWEK 12200 (K!); Karonga-Fort Hill road, 600 m, turning off to Misuku Hills, 10. 1. 1959 fl., RICHARDS 10585 (K!).

Bemerkung: Bei KIELLAND 10 (T4) findet sich die Anmerkung: „Much visited by butterflies", ein Hinweis auf mögliche Bestäuber.

d. var. *bequaertii* (De Wild.) Sebald **comb.** et **stat. nov.**

Becium bequaertii (De Wild.) Ayobangira in schedis; – Basionym: *Ocimum bequaertii* de Wildeman, Contrib. Fl. Katanga: 179 (1921); DE WILDEMAN, Ann. Soc. Sc. Brux. 41/2:17 (1921). – Typus: Zaire, Bas-Katanga, Bukama, 15. 6. 1911 fl., BEQUAERT 111 (holo. BR!).

Eine kräftige Pflanze mit aufrechten Stengeln und 8–20 cm langen Internodien, bis 70 cm hoch, aus holzigem Wurzelstock. Blätter sehr breit ovat bis fast rundlich, basal kurz zusammengezogen, gekerbt-gesägt, bis etwa 10 cm lang und 8 cm breit; Stiel bis 2,5 cm lang. Pflanze schwach kurzhaarig, am Stengel rückwärts gerichtet. Calyx typische *fimbriatum*-Form. Corolla 20–25 mm lang.

Verbreitung: Zaire V, XI.; Abb. 24.

Zaire. Bas-Katanga (V): siehe Typus. – Haut-Katanga (Shaba) (XI): Parc National de l'Upemba, 1210 m, 18. 5. 1949 fl., DE WITTE 6382 (BR!).

Abb. 37. *B. fimbriatum* var. *microphyllum* (ASTLE 1006 SRGH, Holotypus). – Foto: H. LUMPE.

e. var. *microphyllum* Sebald **var. nov.**

Typus: Zambia, Luwingu Distr., Chisinga Ranch, common in the dambo system, 4600 ft., 28. 10. 1961 fl. pink, ASTLE 1006 (holo. SRGH!, iso. K!). – **Abb. 37.**

Differt a varietatibus *fimbriatum* et *ctenodon* foliis parvis 5–10 mm longis ovatis margine integri revoluti.

Perenne Pflanzen mit mehreren, dünnen, aufsteigenden Trieben aus holzigem Wurzelstock, 10–20 cm hoch. Blätter ovat, ganzrandig, mit nach unten eingerolltem Rand, (5–10) × (3–5) mm, stumpf, basal abgerundet, sehr kurz, aber deutlich gestielt (0,5–1,0 mm lang), fast kahl, unterseits graugrün. Subflorales Internodium relativ lang (ca. 10 × Laminalänge). Corolla 14–17 mm lang.

Diese extrem kleinblättrige Varietät ist bisher nur von der Typuslokalität bekannt.

6.3.2. Sect. *Becium*

Hierher gehören alle *Becium*-Arten, bei denen die seitlichen Kelchzähne ± obsolet sind, während die adaxiale Schulter der seitlichen Kelchzähne zu einem abgestutzten bis bogig geschwungenen, ganzrandigen oder etwas gezähnelten, oft kurz bewimperten Kelchrand verbreitert ist. Die unteren Kelchzähne bilden eine auffällige Doppelpfrieme, deren Rippen sich an der Basis der Zähne berühren. *B. dhofarense* hat eine sehr ähnliche Kelchform, gehört aber wegen der andersartig gestalteten hinteren Filamente nicht hierher. Typusart: *B. bicolor* Lindley = *B. grandiflorum* (Lam.) Pichi-Sermolli.

Die Arten der Sektion *Becium* lassen sich in 4 Gruppen zusammenfassen. Die Gruppen 1 bis 3 umfassen nur jeweils 1–3 Arten (siehe Inhaltsübersicht). Die Gruppe 4, die *Becium obovatum*-Gruppe ist besonders polymorph und die Abgrenzung der Sippen bereitet beträchtliche Schwierigkeiten. Sie wird im Teil II der Revision behandelt werden.

6.3.2.1. *Becium filamentosum*-Gruppe

Annuelle oder basal verholzende und halbstrauchig werdende, an der Basis gewöhnlich einstengelige, aber ± reich bis buschig verzweigte Pflanzen; Haare einfach; Corolla klein bis mittelgroß; Scheinquirle gleichmäßig und oft relativ locker verteilt. Die Gruppe besteht nur aus 2 Arten: *7. B. filamentosum, 8. B. minutiflorum.*

7. *Becium filamentosum* (Forssk.) Chiov.

Nuov. Giorn, Ital. 26: 162 (1919); WOOD in Kew Bull. 37:597 (1983); HARLEY in Kew Bull. 38: 56 (1983); *Ocimum filamentosum* Forsskål, Fl. Aegypt.-Arab.: 108 (1775); BENTH., Lab. gen. et spec.: 8 (1832) pro parte, excl. syn. *O. abyssinicum* et *O. grandiflorum*; BENTH. in DC., Prodr. 12:36 (1848) pro parte, excl. syn. *O. abyssinicum, O.. grandiflorum* et *Becium bicolor*; DEFLERS in Bull. Soc. Bot. France 43: 227 (1896); BLATTER in Rec. Bot. Survey India 8/4: 366 (1923); SCHWARTZ, Fl. trop. Afr.: 231 (1939). – Typus: Yemen, prope montem Melhan frequens, Febr. 1763, FORSSKÅL (holo. C-herb. Forsskalii nr. 324!). – **Abb. 38, 39.**

Syn.: *Becium knyanum* (Vatke) N. E. Br. ex. BROUN & MASSEY, Fl. Sudan: 357 (1929); TAYLOR in J. Bot., London, 69, Suppl. 2:146 (1931); CHIOV., Fl. Somala 2:367 (1932); ANDREWS, Flow. pl. Sudan 3:206 (1956); LETTY, Wild Flow. Transv.: 288 (1962); COMPTON, Checklist Fl. Swazil.:67 (1966); Fl. Swazil.: 512 (1976); CODD, Fl. S. Afr. 28/4:226 (1985); *Becium obovatum* var. *knyanum* (Vatke) Cufod., Enum. pl. aeth.:850 (1963); *Ocimum knyanum* Vatke in Linnaea 37:315 (1871); BAKER in Fl. Trop. Afr. 5:346 (1900); HIERN, Cat. Afr. Pl. Welw. 1/4:850 (1900). – Typus: Äthiopien, Tigre Prov., Hamedo probe Bellitschen, 4200 ft., Sept. 1862 fl., SCHIMPER 387 (holo. B †, iso. BM!, K!, Z!).

Abb. 38. *B. filamentosum* (SCHIMPER 2303 O). – Foto: H. LUMPE.

Abb. 39. *B. filamentosum* (CORRADI 750 A FI). – Foto: H. LUMPE.

Becium obovatum auct. non (Benth. in Mey) N. E. Br.: LAUNERT & SCHREIBER in Prodr. Fl. Südwestafr. 123:9 (1969).
Becium affine var. *cyclophyllum* Chiov., Flora Somala 2:367 + fig. 210 (1932); *Ocimum cyclophyllum* Chiov; lit. cit. – Syntypi: Somalia. Mogadiscio, duna stabile, 9. 8. 1929 fl., fr. SENNI 600, 604 (FI!).
Becium spec. A. AGNEW, Upl. Kenya Wild Flow.: 646 (1974). – Orig. coll.: GLOVER & SAMUEL 2793 (K!), AGNEW 9138.
Ocimum adscendens Willd., Sp. pl., ed. 4, 3:166 (1801); HOOKER in Fl. Br. India 4: 609 (1885); TRIMEN, Handb. Fl. Ceylon 3: 366 (1895); ALSTON in TRIMEN, Handb. Fl. Ceylon 6:234 (1931); CRAMER in Fl. Ceylon 3:117 (1981). – Typus: India orientalis (holo. B-herb. WILLD., microfiche nr. 11074!).
Ocimum calycosum Hochst. nom. nud. et herb.; BRIQ. in Bot. Jahrb. Syst. 19: 161 (1894) pro syn. *O. comigerum*; BAKER in Fl. Trop. Afr. 5:346 (1900) pro syn. *O. knyanum*. – Orig. coll.: Äthiopien, montes et valles prope Goelleb, 24. 8. 1854, SCHIMPER 2302, ed. HOHENACKER, (G!, GOET!, K!, O!, S!, W!, ZT!).
Ocimum comigerum Hochst. ex. Briq. in Bot. Jahrb. Syst. 19:161 (1894); BAKER in Fl. Trop. Afr. 5:346 (1900) pro syn. *O. knyanum* Vatke; CUFOD., Enum. pl. aeth.: 850 (1963) pro syn. *B. obovatum* var. *knyanum* (Vatke) Cufod.. – Typus: Äthiopien; sine loco spec., 1853, SCHIMPER 221 (iso. G!, K!).
Ocimum stenoglossum Briq. in Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3:981 (1903); LAUNERT et SCHREIBER in Prodr. Fl. Südwestafr. 123:9 (1969) pro syn. *B. obovatum*; CODD in Fl. S. Afr. 28:4: 226 (1985) pro syn. *B. knyanum*. – Typus: Namibia, Windhoek, Febr. 1899, DINTER 344 (holo. Z, non vidi).
Ocimum rautanenii Briq. in Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3: 982 (1903); LAUNERT et SCHREIBER in Prodr. Fl. Südwestafr. 123: 9 (1969) pro syn. *B. obovatum*; CODD in Fl. S. Afr. 28/4: 226 (1985) pro syn. *B. knyanum*. – Typus: Namibia, Outjo, 16. 11. 1900, RAUTANEN s. n. (holo. Z, non vidi).
Ocimum fissilabrum Briq. in Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3: 984 (1903); LAUNERT et SCHREIBER in Prodr. Fl. Südwestafr. 123: 9 (1969) pro syn. *B. obovatum*; CODD in Fl. S. Afr. 28/4: 226 (1985) pro syn. *B. knyanum*. – Typus: Namibia, Okahandja, März 1895, HÖPFNER 90 (holo. Z, non vidi).
Ocimum polycladum Briq. in Bull. herb. Boiss., ser. 2, 3:982 (1903); N. E. BROWN in Fl. Cap. 5/1: 232 (1910) et CODD in Fl. S. Afr. 28/4: 226 (1985) pro syn. *B. angustifolium*. – Typus: Transvaal, Klippan, 1875–1880, REHMANN 5309 (holo. Z!). Bisher meist als Synonym von *B. angustifolium* angegeben (siehe oben), der Holotypus in Z ist jedoch konspezisch mit *B. filamentosum*. Die Beschreibung paßt ebenfalls besser zu *B. filamentosum* als zu *B. angustifolium*.

Kleiner Halbstrauch oder basal ± verholzende annuelle Pflanze mit reichlich verzweigten, aufrechten oder aufsteigenden Stengeln, 10–80 cm hoch, meist einstengelig mit verzweigter und holziger Pfahlwurzel; verholzte Triebe mit hell-graubrauner Rinde; junge Triebe oft mit kurzen, rückwärts gekrümmten, einfachen Haaren, sitzenden Drüsen und manchmal kurzgestielten Drüsenhaaren. Blätter lanzettlich bis eiförmig oder schmal bis breit elliptisch, gesägt bis ganzrandig, stumpf oder etwas spitz, basal keilförmig in deutlichen, aber meist kurzen Stiel verschmälert, krautig, (1–) 2–5 (–7) cm lang, 0,5–2,5 cm breit; Stiel bis 1,5 cm lang, selten 1/4 der Laminalänge überschreitend; Lamina auf beiden Seiten drüsig, fast kahl oder ± kurzhaarig. Infloreszenz schon während der Blütezeit nur mäßig dicht bis locker, mit mehreren, bis zu 20 Scheinquirlen, später noch etwas verlängert (bis zu 20 cm), mit gleichmäßig, meist im Abstand von 1,0–2,5 cm verteilten Scheinquirlen; an der Spitze mit einem kleinen Schopf aus eiförmig-lang zugespitzten bis linearen, grünlichen oder violett überlaufenen, bis 10 mm langen, aufrechten oder an der Spitze etwas gekrümmten Brakteen; sonst wie bei *B. obovatum*. Calyx zur Blütezeit 3–5 mm, später 6–9 mm lang; Gestalt wie bei *B. obovatum*, aber der seitliche Rand häufig deutlicher S-förmig geschwungen und vorgezogen. Corolla meist weiß, selten blaßlila, 8–15 mm lang; Tubus 4–7 mm lang; Unterlippe 4–7 mm lang, ± kahnförmig, vorgestreckt bis leicht

nach unten geneigt; Oberlippe 5–8 mm lang, meist nur schwach aufwärts gerichtet, nicht oder nur die beiden, relativ kleinen, abgerundeten Mittellappen ausgebreitet; Seitenlappen sehr kurz, undeutlich von der Basis der Oberlippe abgesetzt. Stamina und Stylus 10–18 mm weit exsert, ihre Spitzen nicht selten violett verfärbt; hinteres Staminapaar mit 0,4–0,7 mm langen Anhängsel; Antheren 0,6–0,9 mm lang; Stylus-Äste 1,0–1,7 mm lang, meist fast gleich. Nüßchen hellbraun, angefeuchtet weißlich verschleimend, 1,5–2,3 mm lang, 1,2–1,8 mm breit, breit ellipsoidisch, offenbar häufig etwas deutlicher länger wie breit als bei *B. obovatum*.

Vorkommen: Meist in trockeneren Landschaften als *B. obovatum*, von Meereshöhe bis in mittlere Höhen (Äthiopien bis 1700 m, Kenya bis 2100 m); auf trockenen, felsigen Hängen mit xerophytischer Vegetation, in Wadis, in Strauch- und Baumsavannen (*Acacia – Commiphora, Brachystegia, Colophospermum mopane, Grewia* sp., *Terminalia* sp.), Straßenränder, brachliegendes Ackerland; auf Kalkstein, Granit, Basalt, auf sandigen und schweren, schwarzen Böden.

Volksnamen: „Mutanda Mansenya" (Zimbabwe, Binga Distr.); „Urgau" (Kenya, Northern Frontier, Somali); „Urgo" (Kenya, Northern Frontier, Boran); „Nhumulo" (Angola, Huila, Gambos); „Golgol" (Kenya, Marsabit Distr.); „Ekapetoi" (Kenya, Turkana Distr.).

Verbreitung: Sudan, Äthiopien, Somalia, Uganda, Kenya, Tansania, Angola, Zimbabwe, Mocambique, Namibia, Botswana, Transvaal, Swaziland, Natal; Yemen, Saudi-Arabien, Indien, Sri Lanka; Abb. 20.

Sudan. Kassala Prov.: Red Sea Hills, Erkowit, along the wadi Khor Harasab, fairly abundant, 28. 10. 1962, Ahti 16435 (H!). s. Ahti et al. (1973:155).
Äthiopien. Eritrea Prov.: Nefasit, 15. 12. 1932 fl., Rovesti s. n. (FI!); Asmara, 20 km on the road to Massawa, 1650 m, 5. 2. 1969 fl., de Wilde 4589 (BR!, WAG!); Ghinda, 28. 12. 1971 fl., herb. Willemse 167.03 (!); 167.04 (K!); N-slope of Mescillit Pass, 1100 m, 21. 3. 1949 fl., Bally 6700 (K!); Ocule Cusai, Valle Damas, 600 m, 14. 4. 1893 fr., Pappi 4116 (FI!); Assaorta, Monte Dijot, 15. 8. 1902 fr., Pappi 2928 (FI); Pianura di Cianduch, 1600 m, 6. 10. 1924 fr., Pappi 227 (FI!); Saganeiti, 28. 8. 1903 fr., Micheletti 128 (FI!). – Tigre Prov.: Prope Goelleb, 24. 8. 1854 fl., fr., Schimper 2303 (O!, S!, W!). – Gonder Prov.: Prope Sabra, Schimper 2101 (W!). – Shoa Prov.: Zwischen Metahara und Awash-Station, 950 m, 19. 7. 1968 fl., Sebald 2778 (STU!); ca. 50 km W of Awash-Station, 800 m, 8. 4. 1966 fl., de Wilde & de W.-D. 10681 (BR!, WAG!); ca. 10 km N of Meki, 1700 m, 22. 9. 1973 fl., Gilbert & Getahun Abate 3129 (K!); Lake Langano, 1650 m, 11. 7. 1970 fl. Ash 471 (K!); Adami Tullo, 25. 5. 1937 fr., Senni 671 (FI!). – Harar Prov.: Dire Dawa-Alemaya, Dangago Mt., 1500 m, 11. 5. 1974 fl., fr., Bos 7795 (WAG!); 60 km S of Giggiga, 4. 5. 1963 fl., Burger 2764 (FI!, K!); Dire Dawa, 12 km along road to Erer-Gota, 1100 m, 9. 9. 1975 fl., Jansen 3192 (WAG!); Jigjiga, 1640 m, 24. 7. 1959 fl., Sandford 84 (K!), 24. 3. 1941 fl., West 5481 (K!); along canal edge Hareway, Nov. 1960, IECAMA F 55 (K!); 10 km W of Dire Dawa, 14. 8. 1962 fl., Burger 2016 (K!); 15 km SE of Dire Dawa, below Dangago, 1700 m, 4. 8. 1961 fl., Burger 427 (K!). – Bale Prov.: NE-side of the Web River Valley (ca. 6.55 N/ 40.48 E), 1400–1450 m, 18. 5. 1980 fl., Thulin et al. 3766 (UPS!). – Gamo-Gofa Prov.: Konso, 1500 m, 30. 4. 1959 fl., Thesiger 1956 (BM!). – Sidamo Prov.: Neghelli, 35 km SE on the road to Filtu, 1600 m, 2. 11. 1972 fl., Friis et al. 922 (C!); Neghelli, 27. 10. 1937 fl., Vatova 330 (FI!), 24. 4. 1939 fl., Corradi 5491, (FI!), 26.–29. 9. 1939 fl., Corradi 750 A, 5497 (FI!); El Banno, 3.–7. 5. 1939 fl., Corradi 5454, 5462 (FI!); Javello, 1700 m, 22. 4. 1937 fl., Cufodontis 519 (FI!), 27. 4. 1937, Cufodontis 583 (W!); Malca Guba sul Daua Parma, 19. 3. 1937, Cufodontis 136 (W!); 20 km S of Neghelle, 1500 m, 18. 5. 1982 fl., Friis et al. 3096 (K!, UPS!); 10 km N of Neghelle, 1300 m, 9. 5. 1982 fl., Friis et al. 2659 (K!, UPS!); Filtu, 24. 4. 1939 fl., Corradi 5532 (FI!); Neghelli, 24. 4. 1939 fl., Corradi 5484 (FI!); 50 km S Neghellé, 1200 m, 4. 11. 1972 fr., Rippstein 483 (ALF!); Neghellé-Biddéré 10 km après le pont, 7. 11. 1972 fr., Rippstein 652 (ALF!), 7. 11. 1972 fl., Rippstein 647 (ALF!).
Somalia. Nord: Ban Sila 20 mls S of Hargeisa, 1150 m, 10. 6. 1959 fl., Boaler 166 (K!); Wagga Mt., 1897, Lort-Phillips s. n. (K!); Sheik, 1370 m, Mai 1972 fl., Wood S 72/53 (K!); Daganyado,

27. 1. 1945 fl., GLOVER & GILLILAND 614 (K!); Boundary 7 km W of 44° × 9°, 1370 m, 6. 10. 1932 fl., GILLETT 4229 (K!); Roobi-Mareh, JAMES & THRUPP s. n. (K!); Hargeisa, 13. 7. 1942 fl., PECK Y99 (K!). – Süd: Some km NW of Jelib, 2. 5. 1983 fl., THULIN & WARFA 4489 (EA!, K!, UPS!); Uegit, 14. 11. 1953 fl., POPOV 1084 (K!); near Dinsoor Rest House, 320 m, 22. 2. 1982 fl., BEKKETT 1607 (K!); Mahaddei, 21. 8. 1929 fl., SENNI 720 (FI!), Sultanato di Obbia, tra Scermarca Hassam e Tobungab, 4. 5. 1924 fr., PUCCIONI & STEFANINI 572 (FI!); 5 km W of Gawden on road to Wisil (5.20 N/48.16 E), 330 m, 7. 6. 1979 fl., GILLETT, HEMMING & WATSON 22439 (EA!); Bur Heybe (3.00 N/ 44.19 E), 230–558 m, April–May 1985 fl., O'BRIAN 245 (EA!).

Uganda. Northern (U1): Karamoja Distr.: N von Moroto, 4. 8. 1971 fl., herb. WILLEMSE 16704/ 35 U!

Kenya. Northern Frontier (K1): Samburu-Isiolo Game Reserve, Buffalo Springs, 21. 7. 1975 fl., herb. WILLEMSE 16703 (!): Samburu, Sukuta Mt., 1700 m, March 1985 fl., HEINE 171 (EA!); Lewa Downs, 20 km SW of Isiolo, 1650 m, 5. 6. 1983 fl., HAMILTON 4 (EA!); Ngoriche, Inselberg 8 km N of Baragoi, 1400 m, 27. 10. 1975 fl., GILBERT et al. 5169 (K!, UPS!); Dandu, 800 m, 6. 4. 1952 fl., fr., GILLETT 12708 (B!, BM!, BR!, K!, S!, W!); Furroli, 1000 m, 12. 9. 1952 fl., GILLETT 13805 (BR!, K!); Piste Sololo-Marsabit, 53 miles, 28. 5. 1969 fr., BREMAUD 13 (ALF!); Marsabit, Korr, 900 m, Jan. 1979 fl., SATO 458 (EA!); Loriu Plateau, 1200–1300 m, 1.–2. 6. 1970 fl., MATHEW 6514 (K!), 6569 (K!); Mt. Kulal, 1300 m, 30. 11. 1978 fl., HEPPER & JAEGER 7161 (K!); Lopet Plateau 65 km N of Maralal, 1375 m, 16. 11. 1977 fl., CARTER & STANNARD 455 (K!); Ndoto Mts., Ngoronet, 820 m, 3. 12. 1978 fl., HEPPER & JAEGER 7226 (K!); Mathews Range, Ol Doinyo Lengiyo, 1530 m, 20. 12. 1958 fl., NEWBOULD 3501 (K!); N of Ndotos on South Horr to Laisamis road, 900 m, 20. 11. 1977 fl., CARTER & STANNARD 587 (K!); Lagadema Hill at the N-end of the Nyambeni Range, 1000 m, 20. 12. 1971 fl., BALLY & SMITH 14710 (K!); Marsabit National Reserve, 1400 m, 14. 1. 1972 fl., BALLY & SMITH 14801 (K!). – Turkana (K2): West Suk: Kacheliba, 1200 m, 20. 5. 1940 fl., THOMAS 3397 (K!); Karasuk, Kenailmet, 16. 6. 1959 fl., Symes 600 (EA!); Oropoi, 800 m, Febr. 1965 fl., NEWBOULD 6926 (EA!). – Rift Valley (K3): 40 km N of Rumuruti on road to Maralal, 1700 m, 25. 10. 1978, GILBERT et al. 5067 (K!, UPS!); Mt. Margarate Estate Kedong, 1900 m, June 1940 fl., BALLY 1051 (G!, K!); Maji Moto Hot Spring, 2000 m, 31. 1. 1978 fl., BOULOS s. n. (UPS!); Rumuruti, ca. 50 km N near Colchecio Lodge, 1800 m, 5. 11. 1978 fl., HEPPER & JAEGER 6614 (K!); Naivasha Distr.: W of Lake Naivasha, 1890 m, 15. 5. 1982 fl., Mwangangi 2296 (K!), 11. 4. 1970 fl., MATHEW 6029 (K!); Hell's Gate area, 3. 2. 1985 fl., BIRNIE 236 (EA!); Lake Naivasha, 8. 4. 1970 fl., POLHILL 322 (K!); Naivasha Distr., 13. 4. 1970 fl., MATHEW 6041 (EA!, K!); between Naivasha and Nakuru, 1900 m, 9. 5. 1970 fr., POLHILL 329 (K!). – Central (K4): N. Nyeri Distr.: Coles Mill, 1. 7. 1922 fr., FRIES, R. E. & FRIES TH. C. E. 1017 (S!); Meru Distr.: Meru Nat. Park, 650 m, 12. 5. 1972 fl., AMENT & MAGOGO 177 (EA!, K!); Lewa Downs Farm, Isiolo, 1680 m, 25. 11. 1979 fl., LINSEN & GIESEN 73 (B!); Embu Distr.: Thuchi River crossing on Embu-Meru Road, 760 m, 4. 4. 1970 fl., GILLETT & MATHEW 19069 (K!); Emberre, 1220 m, 8. 11. 1932 fl., GRAHAM 2400 (EA!); Thika Distr.: 28 mls from Thika on Garissa road, 1500 m, 18. 4. 1970 fl., MATHEW & HANID 6080 (K!); Machakos Distr.: Ahti River on main road Nairobi-Mombasa, 30. 5. 1958 fl., fr., VERDCOURT & NAPPER 2161 (K!, UPS!); Kithembe Hill, Kilungu Location, 1820 m, 7. 6. 1982 fl., MWANGANGI 2313 (EA!); Machakos township, 22 mls NE, 1500 m, 21. 10. 1967 fl., MWANGANGI 285 (BR!, K!); Kitui Distr., Endau, 19. 11, 1979, MUNGAI et al. 79/76 (UPS!). – Masailand (K6): Olekemunke Hill about 38 mls on the Magadi road from Nairobi, 1500 m, 16. 6. 1962 fl., GLOVER & SAMUEL 2793 (BR!, K!); Ngong Distr., 1670 m, 29. 12. 1932 fl., NAPIER 2392 (K!); S. W. Ridge from the Ngong Hills on the Magadi Road, 1780 m, 18. 2. 1969 fl., GREENWAY & NAPPER 13559 (EA!, M!); Magadi Road, just south of Ngong Hills, 24. 3. 1974 fl., NGWENO (EA!); West side of Ngong Hill, Kisamis, 2000 m, 26. 12. 1984, fr., MURATA et al. 59 (EA!); Mara Game Reserve, 22. 2. 1972 fl., TAITI s. n. (EA!); Loitokitok to Emali Road, 19. 5. 1974 fr., KOKWARO et al. 3546 (EA!); Mara, Swyneatoni Hill, 1530 m, 8. 9. 1967 fl., AHITI 47 (EA!); Enkorika area SE of Kajiado, 1625 m, 24. 11. 1977, KUCHAR & MWENDWA 7869 (EA!). – Coast (K7): Tana River Distr.: Garissa-Garsen road, 8 km towards Garsen from turnoff to Bura, 100 m, 9. 7. 1974 fl., FADEN, R. B. & A. J. 74/1001 (K!, WAG!); Galole, MAKIN EAH 14577 (EA!); Kilifi Distr.: 40 km NW of Malindi, 60 m, 20. 11. 1961 fl., POLHILL & PAULO 809 (B!, BR!, K!, S!); Sokoke Forest, 30 m, 25.–27. 7. 1974 fl., 30 m, FADEN, R. B. & A. J. 74/1243 (K!, WAG!); Arabuko Forest Reserve, 15 m, 6. 1. 1962 fl., GREENWAY 10444 (K!); Nyika country near Mombasa, WAKEFIELD s. n. (K!); West Schimba, 450 m, 18. 3. 1902 fl., KASSNER 373 (K!); Tsavo East Nat. Park, between Voi Gate and Lugards Falls, 9. 3. 1977 fl., HOOPER & TOWNSEND 1262 (K!, UPS!); Kwale Distr.: about 20 km from Mariakani to Kinango, 12. 4. 1978 fl., VERD-

COURT 5295 (BR!, K!); near Kwale-Tanga road, end of Mrima road, 8. 9. 1957 fl., VERDCOURT 1925 (BR!, K!); S of Kinango, 300 m, 15. 11. 1962 fl., GREENWAY 10848 (K!); Shimba Hills, Tanga road near Marere River, 220 m, 22. 4. 1968 fl., MAGOGO & GLOVER 922 (K!); West Shimba Mt., 18. 3. 1902 fl., KASSNER 373 (BM!); near Inepanga, 22. 3. 1902 fl., KASSNER 438 (BM!); Lamu Distr.: Kiunga Archipelago, Marrarani Boni Forest, 30 m, 9. 9. 1961 fl., GILLESPIE 330 (K!); Teita Distr.: Buchuma Research Station, 400 m, 6. 5. 1971 fr., NGANGA 101 (EA!); Irima, 20. 10. 1965 fl., HUCKS 75 (EA!); Murka Camp, 2. 6. 1967 fl., TAULA 879 (EA!).

Tanzania. Lake (T1): Serengeti Nat. Park, Banagi area, 1400 m, 6. 11. 1953 fl., TANNER 1712 (B!, BR!, K!, WAG!); Serengeti Nat. Park, 6 km N of Simba Kopjes, 1500 m, 26. 3. 1967 fl., fr., BRAUN 196 (K!, WAG!). – Northern (T2): Serengeti Nat. Park, South of Naabi Gate, 29. 5. 1981 fr., BELSKY 258 (EA!); Kilimanjaro, Kikafu River Bridge, 950 m, 6. 8. 1967 fl., BIGGER 1305 (EA!); Namanga, 1400 m, 26. 3. 1979 fl., GRABNER 279 (K!, W!); Ngorongoro Crater Floor, 1500 m, April 1941 fl., BALLY 2326 (G!); Mbulu Distr., Tarangire Nat. Park, road T. Camp – Babati, 1000 m, 27. 11. 1969 fl., RICHARDS 24811 (K!); Masailand, 3 mls NE of Makuyuni, 1130 m, 20. 5. 1963 fl., WELCH 530 (EA!, K!); Lake Manyara Nat. Park, Chem Chem River, 950 m, 12. 11. 1963 fl., GREENWAY & KIRRIKA 11003 (EA!, K!); Lake Manyara, 1982, PRINS 22 (EA!); Olgarien, 1370 m, 20. 12. 1962 fl., NEWBOULD 6394 (EA!, K!). – Tanga (T3): Pangani Distr., Sima Parish, 13. 5. 1957 fr., TANNER 3567 (B!, BR!, K!, WAG!); Korogwe Distr., Segora, 450 m, 14. 3. 1969 fl., FAULKNER 4204 (BR!, EA!, K!); Lushoto Distr.: Maschaua, VII. 1893 fl., HOLST 8790 (HBG!, K!, M!, W!, Z!); Lake Manka, 460 m, Febr. 1968 fl., PROCTER 3822 (EA!); Puga-Buschland, VIII. 1893, HOLST 3189 (K!); Handeni Distr., Msente Forest, 600 m, 14. 7. 1982 fl., LELIYO 205 (EA!, K!); Kwa Mkono, 30 km E of Handeni, 457 m, 19. 6. 1973 fl., ARCHBOLD 1686 (EA!); Pare Distr.: Nyumba ya Mungu, 450 m, 15. 11. 1970 fl., BATTY 1140 (K!). – Central (T5): Mpapwa Distr.: Kongwa Ranch, 1300 m, 17. 2. 1966 fl., LEIPPERT 6285 (K!). – Eastern (T6): Dar Es Salaam, Univ. College Kileleni area, 10. 5. 1967 fr., JASSUND 2101 (EA!, GB!); Dar Es Salaam, 3. 11. 1983 fl., VAUGHAM 2507 (BM!, K!); Daressalam, oberhalb des Krieks, 2. 4. 1926 fl., PETER 39355 (B!); Ubungo, 7. 4. 1968 fl., HARRIS 1555 (EA!, K!); Bagamoya, Kerege, 30 m, 28. 3. 1968 fl., ROBERTSON 625 (K!).

Angola. Luanda: Loanda, June 1900 fl., GOSSWEILER 19 (BM!); Loanda, WELWITSCH 5568 (BM!). – Huila: Gambos, Chibemba, 19. 11, 1970, MENEZES 3565 (SRGH); Gambos, proximo de Chiange, 4. 12. 1970, MENEZES 3626 (SRGH!); 8 km de Oncocua para Zona, 19. 1. 1956 fl., MENDES 1347 (LISC!); Baixo Cunene, Pereira d'Eca, na estrada para Nehone, ao km 46, 26. 11. 1963 fl., MENEZES 1027 (LISC!). – Mocamedes: Caracul, ao km 15 do trajecto to Caracul – Sa da Bandeira, 19. 1. 1972 fl., MENEZES 4077 (LISC!).

Zimbabwe. Northern (N): Binga Distr., Kariba Research Station, 11. 2. 1966 fl., fr., JARMAN 469 (K!, SRGH!); Urungwe Distr., 1 km N ov River Mauora, 600 m, 28. 2. 1958 fl., PHIPPS 972 (BR!, LISC!). – Western (W): Wankie Distr., near Matetsi River, 28. 2. 1963 fl., WILD 6056 (K! LISC!, SRGH!). – Southern (S): Chiredzi Distr., 5 mls from Chipinda Pools, 23. 1. 1971 fr., KELLY 426 (K!, SRGH!); Gwanda Distr., Bubye River alluvion, 14. 12. 1956 fl., DAVIES 2272 (K!).

Mocambique. Tete (T): Moatize, Benga, 100 m, 12. 2. 1968 fl., TORRE & CORREIA 17499 (LISC!); Chioco, ao km 42 estrada para a povoacao Mocubura, 250 m, 15. 2. 1968 fl., TORRE & CORREIA 17668 (LISC!); Cabora Bassa, Songo, 940 m, 28. 1. 1973 fl., TORRE et al. 18897 (LISC!). – Lourenco Marques (LM): Maputo, entre Umbeluzi e Bela Vista, 20. 11. 1940 fl., TORRE 2072 (LISC!).

Namibia. Kaokoveld (KAO): Um Ohopoho, 31. 1. 1958 fl., MERXMÜLLER & GIESS 1482 (K!, M!); 6 mls N of Ohopoho, 27. 3. 1957, fl., DE WINTER & LEISTNER 5204 (B!, K!, M!); Etanga, 8. 4. 1957 fl., DE WINTER & LEISTNER 5446 (B!, K!, M!). – Ovamboland (OVA): Andonga, 19. 2. 1894, RAUTANEN 231 (K!, W!); halfway between Border road and Ruacana, 19. 2. 1959 fl., DE WINTER & GIESS 7085 (K!, M!). – Etoschapfanne (ETO): Pfannenrand, 30. 1. 1969 fl., GIESS 10592 (M!, S!); Etoscha Nat. Park, 29. 2. 1976 fl., GIESS & LOUTIT 14077 (K!, M!). – Outjo (OU): Farm Pierre, Outjo-Otavi road, 31. 3. 1965 fr., TÖLKEN & HARDY 896 (K! S!); zwischen Outjo und Etosha, 1100–1300 m, 26. 2. 1959 fl., WERDERMANN & OBERDIECK 2319 (B!); Farm Franken, am Fuß vom Klippenberg, 12. 1. 1953 fl., H. & E. WALTER 1/153 (B!); Farm Straussenheim, 26. 3. 1963 fl., GIESS, VOLK & BLEISSNER 6006 (M!); Outjo, 17. 4. 1950 fl., MACDONALD 593 (BM!). – Grootfontain (GR): Road Otjivarongo-Otavi, farm Wolfshaag, 30 mls before Otavi, 28. 3. 1968 fl., WANNTORP 443 (K!, S!); 65 km NE of Grootfontein, farm Nuitsas, 30. 3. 1968 fl., KERS 2941 (S!); Tsumeb, Farm Kumkauas, 13. 3. 1973 fl., GIESS 12601 (K!, M!); Tsumeb, 18. 3. 1934, DINTER 7501 (HBG!, K!); Farm Kaiserfeld, 2. 4. 1965, GIESS

8584 (M!); Farm Auros, 10. 3. 1974 fl., MERXMÜLLER & GIESS 30213 (M!). – Otjiwarongo (OTJ): 6 mls E of O. on road to Waterberg, 1200–1500 m, 16. 3. 1955 fl., DE WINTER 2743 (K!, M!). – Karibib (KAR): Otjosundu, Namibrand, 1300 m, 8. 2. 1963 fl., SEYDEL 3301 (BR!, G!, K!, M!); Okomitundu, Namibrand, 1300 m, 20. 1. 1958 fl., SEYDEL 1333 b (BR!, M!); sine loco spec., 9. 3. 1957 fl., fr. SEYDEL 912 (BREM!); Farm Otjozondu, 21. 2. 1953 fl., WALTER 1425 (B!). – Okahandja (OK): Okowiruru, 12. 3. 1969 fl., fr., VOLK 6157 (LD!, M!); Farm Omatako 237, ca. 44 mls N of Okahandja, 27. 3. 1968 fl., KERS 2714 (M!, S!). – Windhoek (WIN): Avis-Bergland, 1600 m, 8. 2. 1965 fl., SEYDEL 4146 (LISC!, M!); Klein-Windhoek, 14. 11. 1963 fl., GIESS j. 152 (BR!, LISC!, M!); Farm Gamams, near road to the Goreangabdam, 9. 3. 1968 fl., WANNTORP 92 (S!); Windhuk Bergland, Schoengelegen, 2000 m, 11. 3. 1961 fl., SEYDEL 2670 (M!). – Gobabis (GO): Farm Breitenberg, 9. 1. 1958 fl., MERXMÜLLER & GIESS 1070 (K!, M!); Kalaharirand bei Oas, 1400 m, 28. 11, 1963 fl., SEYDEL 3765 (B!, M!); Donnersberg, 4. 3. 1956 fl., VOLK 11644 (M!). – Bethanien (BET): Farm Stockdale, 26. 2. 1963 fl., GIESS, VOLK & BLEISSNER 5518 (M!).

Botswana. Northern (N): Okavango Basin, Maun, May 1967, LAMBRECHT 194 (K!, SRGH!); Nganiland, Mwakupan, 7. 3. 1969 fl., DE HOOGH 121 (K!, SRGH!); to the NW of Kgwebe Hills (20.30–20.,40 S/ 22.50–23.10 E), 25. 12. 1977 fl., SMITH 2144 (K!); Kwebe Hills, Nganiland, 24. 12. 1897, LUGARD 67 (K!). – Southwestern (SW): Takatshawane Pan, 20. 2. 1960, WILD 5080 (K!, SRGH!); Tshane Pan, 160 mls N of Tsabong, 1100 m, 3.3. 1977 fl., MOTT 1118 (SRGH!); Ghanzi Commonage, Hide store, 950 m, 12. 1. 1970 fl., BROWN 7749 (C!, K!, SRGH!); 15 mls W of Ghanzi, 25. 4. 1963 fl., BALLANCE 644 (K!). – Southeastern (SE): Khutse, 900 m, 25. 4. 1972 fr., COLEMAN 97 (LISC!); Boteti delta area, NE of Mopipi, 850 m, 17. 4. 1973 fl., BAKER 46 (BR!, SRGH!); Ilalamabele/Masu area near Soa Pan, 8.–10. 1. 1974 fl., fr., KOCKOTT 111, 223 (SRGH!).

Südafrika. Transvaal: Potgietersrust, 15,4 mls from Roedtan on road to Grass Valley, 920 m, 15. 12. 1954 fl., COMINS 921 (SRGH!); Lydenburg Distr., about 1 km from Branddraai turn-off road to Ohrigstad, 4. 3. 1957 fl., MEEUSE 10019 (K!, M!, S!); Krüger Nat. Park, Rastplatz Nwanedzi, 28. 1. 1982 fl., fr., SEBALD 7838 (STU!); Mokapans Poort, 1600 m, 16. 3. 1894 fr., SCHLECHTER 4684 (G!); Krüger Nat. Park, 12 mls SE of Punda Milia, 520 m, 1. 2. 1948 fl., CODD & DYER 4597 (K!); Zoutpansberg Distr., fringe of pan, 12. 4. 1934 fr., SCHWEICKERDT & VERDOORN 475 (K!). – Natal: Ndumu Store and the Game Reserve, 160 m, 30. 10. 1969 fl., MOLL 4134 (K!, LISU!); Lower Umfolozi distr., Capa St. Luzia area, 15 m, 21. 1. 1962 fl., WARD 3954 (K!); 5 mls S of Makani's, 60 m, 14. 11. 1969 fl., MOLL 4526 (K!).

Yemen. Prope montem Melhan, Febr. 1763, FORSSKÅL (C-herb. Forskalii Nr. 324!); Gebel Melhan, 17. 1. 1889 fl., SCHWEINFURTH 790 (G!); Bilad Fodhli, in wadi el Areys, ad orient. urb. Schughra, 23. 3. 1890 fl., DEFLERS 398 (P!); Roona, Sharab, 1500 m, 2. 11. 1976 fl., WOOD 1438 (E!); Kuhlan to Hajjah road, 1760 m, 27. 3. 1981 fl., MILLER & LONG 3236 b (E!); Taiz, 22. 6. 1984 fl., GORDON 567 (E!); near Taiz airport, 1500 m, 1. 5. 1977 fl., WOOD 1575 (E!); Bilad Fodhli, prope Serrya, ad fauces australes montis el Areys, 24.–27. 4. 1893 fl., DEFLERS 873, 1033 (MPU!); Quaidah (Taiz-Ibb), 1800 m, 2. 9. 1976 fl., WOOD 1127 (G!, K!); 3 km N of Qaideh, 1700 m, 4. 8. 1977 fl., RADCLIFFE-SMITH & HENCHIE 4415 (K!); Al Madah-Akim track, Al Abbaysa (16.14 N/ 43.27 E), 1400 m, 13. 2. 1979 fl., WOOD Y1069 (E!).

Saudi-Arabia. South Hijaz: About 10 km W of Jebel Aba Hassan, about 50 km off the escarpment between Abha and Nafran, 920 m, 3. 4. 1979 fl., COLLENETTE 1227 (K!); Wadi Al Uss on W-slope of Jebel Sawdah (Suda), near police post, 980 m, 13. 5. 1981 fl., COLLENETTE 2686 (E!, K!); W of Jebel Nis, between Jebels Ibrahim and Shadaaz Zahran, 920 m, 7. 4. 1979 fl., COLLENETTE 267 (K!); Abstieg Al Abna (19.50 N/ 41.37 E) nach Al Ma-agas (19.31 N/ 41.40 E), 750 m, 16. 4. 1982 fl., BAIERLE et al. s. n. (E!).

Bemerkungen: *B. filamentosum* ist die einzige *Becium*-Art, die auch außerhalb des afrikanisch-arabischen Bereichs vorkommt, nämlich in Indien und Sri Lanka. Sie zeigt zwar eine gewisse Variation in manchen Merkmalen, zum Beispiel in der Blattform. Sie wurde auch nicht immer von *B. obovatum* getrennt gehalten. Doch wie auch schon CODD (1985) betont, lassen sich Herbarbelege im allgemeinen ohne Schwierigkeiten zuordnen. Gute Merkmale sind die Form der Corolla und die gleichmäßige Anordnung der Scheinquirle. Die Blätter sind im allgemeinen relativ deutlich gestielt, während bei *B. obovatum* deutliche Blattstiele nur bei breitblättrigen Formen vorkommen.

8. Becium minutiflorum Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A, 405:11 (1987). – Typus: Burundi, terr. Bubanza, Gihungwe, 850 m, 2. 2. 1975 fl., Reekmans 4281 (holo. K!, iso. WAG!). – Ikon.: Sebald, Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A., 405 (1987), Abb. 8, 9.

Eine ausführliche Beschreibung und eine Aufzählung aller von dieser neuen Art gesehenen Belege findet sich bei Sebald (1987). Die wichtigsten Merkmale sind: Annuell, aufrecht, Stengel einfach bis sparrig verzweigt, 5–35 cm hoch. Blätter linear bis lanzettlich, 2–8 cm lang. Reifer Kelch 6–8 mm lang, mit dem von *Becium obovatum* weitgehend übereinstimmend. Corolla nur 4–5 mm lang, offenbar meits kräftig dunkelviolettrot. Stamina nur 2–3 mm aus dem Tubus exsert: Antheren ca. 0,5 mm. Es scheint sich um eine autogame, morphologisch recht einheitliche Sippe zu handeln. Sie kommt offenbar sehr zerstreut in Höhenlagen von 800 bis 1550 m im östlichen bis zentralen Afrika von Nord-Uganda über Rwanda, Burundi, Tanzania, Zambia bis nach Central-Zimbabwe vor.

Die Art, die gut abgegrenzt ist, scheint *B. filamentosum* von allen Arten am nächsten zu stehen. Zum Beispiel sind die Scheinquirle ähnlich gleichmäßig verteilt. Die Pflanze ist basal einstengelig wie es bei *B. filamentosum* meist auch der Fall ist. *B. filamentosum* kann wie *B. minutiflorum* als annuelle Pflanze vorkommen.

6.3.2.2. *Becium angustifolium*-Gruppe

Kleine Sträucher, Halbsträucher oder perennierende Pflanzen mit meist mehreren Stengeln aus holzigem Wurzelstock. Blätter sehr schmal, linear-lanzettlich, oft in den Achseln mit beblätterten Kurztrieben, dadurch Blätter scheinbar quirlständig aussehend. Haare einfach. Calyx bis 8 mm lang. Die Gruppe besteht aus 3 Arten: *9. B. formosum, 10. B. verticillifolium, 11. B. angustifolium*.

9. Becium formosum (Gürke) Chiov. ex Lanza

Miss. Biol. Borana 4:182 (1939); Cufodontis, Enum. Pl. Aeth. :849 (1963); *Ocimum formosum* Gürke in Bot. Jahrb. Syst. 38:173 (1906); Gürke, lit. cit. 41:323 (1908). – Typus: Äthiopien, Arussi-Galla-Hochland, an steinigem Bachufer im Buschwald bei Ginea, März 1901 fl., Ellenbeck 1953 (holo. B †). – Ikon.: Gürke in Bot. Jahrb. Syst. 41:322, fig. 3D (1908). – **Abb. 40.**

Strauch, 0,5–1,0 m hoch; ältere Zweige mit graubrauner Rinde, jüngere mit kurzen, abstehenden Haaren. Blätter linear bis schmal oblanceolat, ganzrandig, spitz oder stumpf, basal allmählich verschmälert, 1–3 cm lang, 0,1–0,4 cm breit, oft entlang der Mittelrippe nach oben gefaltet, fein kurzhaarig; Blätter oft länger als die Internodien und in den Achseln mit scheinquirlbildenden Kurztrieben. Infloreszenz 2–7 cm lang, aus 3–6 Scheinquirlen; Brakteen an der Spitze der Infloreszenz etwas auffallend, ovat bis elliptisch, ± acuminat, 7–10 mm lang, 4–6 mm breit. Calyx zur Blütezeit 4–5 mm lang, reif 6–7 mm lang, Form wie bei *B. obovatum*. Corolla meist weißlich, 12–15 mm lang; Tubus 5–7 mm; Oberlippe 8–10 mm lang, ausgebreitet mit 4 crenulierten Loben. Stamina 20–30 mm exsert, oft violett, hintere gekniet und mit einem ca. 1 mm langen Anhängsel; Antheren 0,8–1,2 mm lang. Stylus-Äste ± gleich, ca. 1,5 mm lang.

Vorkommen: *Acacia-Commiphora*-Gehölze, felsige Hänge auf Kalkgestein; 1700–1800 m.

Verbreitung: Äthiopien (Prov. Bale); Abb. 21.

Abb. 40. *B. formosum* (Thulin et al. 3828 UPS). – Foto: H. Lumpe.

Äthiopien. Bale Prov.: 20 km on the Sof Omar-Goro road (ca. 6.57 N/ 40.41 E), ca. 1800 m, 18. 5. 1980 fl., THULIN, HUNDE & TADESSE 3828 (UPS!); 20 km W of Sof Omar (in Web Gorge), 1700 m (6.55 N/40.42 E), 10. 6. 1983 fl., GILBERT, ENSERMU & VOLLESEN 8014 (UPS!).

Bemerkungen: Das bisher nur aus einem eng umgrenzten Gebiet bekannte *B. formosum* ist zweifellos mit dem bisher ebenfalls nur von wenigen, aber weiter auseinanderliegenden Fundorten bekannten *B. verticillifolium* am nächsten verwandt. Von dieser Art ist *B. formosum* vor allem durch die größeren Blüten, noch weiter exserten Stamina und die auffälligen, ziemlich breiten Brakteen verschieden.

10. Becium verticillifolium (Baker) Cufod.

Enum. Pl. Aeth.: 851 (1963); *Ocimum verticillifolium* Baker in Kew Bull. 1895: 224 (1895); BAKER in Fl. Trop. Afr. 5: 347 (1900). – Syntypi: Somalia, Guldoo Hammed in M. Golis, E. COLE s. n. (holo. K!), LORT-PHILLIPS s. n. (holo. K!). – **Abb. 41.**

20–100 cm hoher, buschiger Halbstrauch bis Strauch. Blätter linear-schmal lanzettlich, 0,8–2,0 cm lang, oft nach oben zusammengefaltet, locker kurzhaarig bis fast kahl. Infloreszenz 3–12 cm lang, mäßig locker, aus 4–12 Scheinquirlen; Brakteen linear-lanzettlich, 2–6 mm lang. Calyx reif 6–8 mm lang, Form wie bei voriger Art. Corolla 8–11 mm lang. Stamina 10–18 mm exsert aus dem Tubus; Antheren 0,8–1,2 mm lang; Anhängsel der hinteren Filamente 0,8–1,0 mm lang. Stylus-Äste 0,5–1,0 mm lang. Nüßchen ca. 2 mm lang, breit elliptisch, etwas abgeflacht, hellbraun, verschleimend.

Vorkommen: In lichtem *Juniperus procera*-Wald, in montanem Grasland, auf Felsen; 1500–2000 m.

Verbreitung: Südäthiopien (Sidamo Prov.); Somalia (Nord); Abb. 21.

Äthiopien. Sidamo Prov. (SD): Mega, 1900–2000 m, 7. 9. 1953 fl., BALLY 9131 (G!, K!), 14. 2. 1952 fl., GILLETT 14252 (B!, BM!, BR!, FI!, G!, K!, S!, W!), Sept. 1939 fl., CORRADI 5310, 5311, 5319, 5326, 5456 (FI!); s. loco, 1937, CUFODONTIS 531 (W!).
Somalia. Nord: Wagger Mts., southern slope, 1500 m, BALLY 10239 (G!, K!); Wagga, 15. 3. 1929 fl., BURNE 43 (K!); Dasaas, Jan, 1910 fl., DRAKE-BROCKMAN 569 (K!).

Bemerkungen: *B. verticillifolium* vermittelt zwischen *B. formosum* und *B. angustifolium*. Es werden noch weitere Aufsammlungen nötig sein, um zu klären, ob *B. verticillifolium* eventuell nur als infraspezifisches Taxon von *B. angustifolium* oder von *B. formosum* anzusehen ist. Die nächsten Vorkommen von *B. angustifolium* sind aus dem zentralen Kenya bekannt.

11. Becium angustifolium (Benth.) N. E. Br.,

Fl. cap. 5,1:231 (1910); LETTY, Wild Flow. Transvaal: 288 (1962); AGNEW, Upl. Kenya Wild Flowers :646 (1974); CODD in Fl. S. Afr. 28/4:226 (1985); *Ocimum angustifolium* Benth. in DC., Prodr. 12:37 (1848). – Typus: Transvaal, Magaliesberg, BURKE (holo. K!). – **Abb. 42.**

Syn.: *Ocimum filiforme* Gürke, Bull. Herb. Boiss., Ser. 1, 6:556 (1898); N. E. BR., Fl. cap. 5,1:232 (1910) pro syn.; CODD in Fl. S. Afr. 28/4:226 (1985) pro syn. – Syntypi: Transvaal, Pretoria, colles supra Aapiesriver, REHMANN 4272 (holo. ?, iso. BM!, K!); Transvaal, Kuduspoort, REHMANN 4614 (holo ?, non vidi).

Ocimum randii S. Moore in J. Bot. London 38: 463 (1900). – Typus: Zimbabwe, Salisbury, Sept. 1898, RAND 618 (holo. BM!).
? *Ocimum poggeanum* Briq. in Bot. Jahrb. Syst. 19:163 (1894); BAKER in Fl. Trop. Afr. 5:341 (1900). – Typus: Angola, Kuango River, Sept. 1876, POGGE 355 (holo. B †).
? *Ocimum scoparium* Gürke in ENGLER, Pfl. welt Ost-Afr. C:350 (1895). – Syntypi: Tansania, south of Lake Victoria: Ukome, STUHLMANN 889 (holo. B †); Kageyi, STUHLMANN 3489 (holo. B †). Ex descriptione und nach GÜRKE (1908:323) ist die Sippe in der Nähe von *B. angustifolium* einzuordnen.

Abb. 41. *B. verticillifolium* (GILLETT 14252 S). – Foto: H. LUMPE.

Abb. 42. *B. angustifolium* (DAHLSTRAND 2213 GB). – Foto: H. LUMPE.

Meist perennierend, mehrstengelig aus holzigem Wurzelstock, oder ± verzweigter Halbstrauch, 20–80 cm hoch; Stengel rückwärts kurzhaarig. Blätter linear bis schmal verkehrt-lanzettlich, ganzrandig, selten mit einzelnen Zähnen, ± spitz, basal allmählich verschmälert, fast sitzend, 0,8–4,0 cm lang, 0,1–0,5 cm breit, oft gefaltet; unten und oben dicht drüsig, auf den Adern auch etwas kurzhaarig, sonst fast kahl. Blätter oft länger als die Internodien, in den Blattachseln scheinquirlartige Kurztriebe häufig. Infloreszenz 3–16 (–25) cm lang, aus 4–15 (–25) annähernd gleichmäßig verteilten Scheinquirlen; Brakteen 3–6 mm lang, linear, spitz, nur an der Spitze vorhanden; Pedicelli 1–4 mm lang, abgeflacht, dicht weißhaarig. Calyx zur Blütezeit 3–4 mm lang, später 5–7 mm lang; außen kurzhaarig und drüsig, am seitlichen Rand dicht ciliat, innen kahl; Oberlippe oft schwarzviolett überlaufen; Form wie bei *B. obovatum*. Corolla weißlich, gelblich, oder etwas violett überlaufen, 4–8 mm lang; Tubus 3–4 mm lang; Oberlippe 3–4 mm lang, schief abstehend, vierlappig, mit 1–2 mm langen, abgerundeten Lappen. Vordere Stamina 5–10 mm exsert aus dem Tubus, hintere nur wenig kürzer, diese etwa 1 mm über ihrer Ansatzstelle gekniet und mit kurzem, 0,4–0,8 mm langem, dicht behaartem Fortsatz. Antheren 0,8–1,0 mm lang. Stylus-Äste 0,4–1,0 mm lang. Diskusrand etwa 3/4 Ovarhöhe erreichend, etwas gelappt, vorn nicht verdickt oder vergrößert. Nüßchen 2 mm lang, 1,8 mm breit, etwas abgeflacht, verschleimend.

Vorkommen: Miombo- und *Combretum*-Baumsavannen, Grasland, vor allem auch in Dambos; 800–2000 m.

Verbreitung: Kenya, Tansania, Zambia, Malawi, Angola, Zimbabwe, Botswana, Südafrika; Abb. 21.

Kenya. Central (K4): Embu Distr., 32 km from Embu on road to Kitui, 1350 m, 27. 12. 1970 fl., Gillett 19281 (BR!, K!, M!, WAG!); Kiambere road, 18. 2. 1969 fl., Ivens 2417 (EA!). – Masai (K6): Narok Distr., Mara Game Reserve, 1600 m, 27. 2. 1972 fl., Taiti s. n. (EA!, K!).
Tanzania. Lake (T1): Musoma Distr., Jabora, Serengeti Nat. Park, 24. 1. 1965 fl., Turner s. n. (BR!, K!); Zanaki, Buruma, Kihunda, 1200 m, 1. 5. 1959 fl., Tanner 4222 (BR!, EA!, K!); Wogakuria Hill, 1700 m, 30. 12. 1964 fl., Greenway & Turner 11791 (BR!, K!); Bwasi, Majita, 1200 m, 23. 3. 1959 fl., Tanner 4090 (B!, BR!, K!); near Mto wa Nchanga, 1430 m, 19. 2. 1968 fl., Greenway et al. 13200 (K!). – Northern (T2): Mbulu Distr., 9 mls from Babati on the road to Singida, 2050 m, 6. 5. 1962 fl., Polhill & Paulo 2364 (B!, BR!, K!, S!); Mbulumbul, 1550 m, 23. 6. 1944 fl., Greenway 6916 (K!). – Western (T4): Ufipa Distr., near Kitete village, 1590 m, 14. 12. 1956 fl., Richards 7269 (BR!, K!); Sumbawanga, 1900 m, 30. 1. 1950 fl., Bullock 2362 (B!, K!); Nkundi-Namwele, 17. 11. 1949 fl., Bullock 1418 (B!, K!); Nzega Distr.: Kwambala, 2. 1. 1967 fl., coll.? 3739 (EA!). – Central (T5): Dodoma Distr., Masawi, 2150 m, 28. 3. 1974 fl., Richards & Arasululu 29089 (BR!, EA!, K!).
Angola. Huila: Tchivinguiro, 19. 12. 1961, Barbosa 9685 (SRGH!); Cunene, Cuvelai, ao km 18 do trajecto Cuvelai-Chana Techoncue, 15. 12. 1972 fl., Menezes 4371 (LISC!, SRGH!); Cuvelai, 12. 12. 1972 fl., Menezes 4309 (LISC!).
Zambia. Barotseland (B): Machiti, 21. 9. 1969 fl., Mutimushi 3774 (K!). – Central (C): Lusaka Distr., Lusaka, near Handsworth Park, 15. 9. 1960 fl., Best 228 (LISC!); 9 mls from Univ. of Zambia Campus along Great East Road, 1250 m, 19. 9. 1972 fl., Strid 2178 (C!, K!); 6 mls E of Lusaka, 1300 m, 24. 9. 1955 fl., King 154 (BR!, K!); Broken Hill, 7. 10. 1963 fl., Fanshawe 8027 (SRGH!), May 1914 fr., Rogers 7716 (G!); Chakwenga Headwaters 100–129 km E of Lusaka, 29. 9. 1963 fl., Robinson 5679 (M!, SRGH!); Mt. Makulu Research Stat. near Chilanga, Angus 3432 (K!); Mkushi, 24. 9. 1957 fl., Fanshawe 3723 (K!); Chibenga Stream, 21. 12. 1907 fl., Kassner 2089 (BM!); Fiwila, Mkushi, 11. 1. 1958 fl., Robinson 2734 (M!). – Southern (S): Mumbwa Distr., Namwala road 4 mls W of Nambala Mission turn-off, 17. 9. 1947 fl., Greenway & Brenan 8103 (BM!, BR!, K!, LISC!, M!, SRGH!); Nyakunda, on the Blue Lagoon Ranch, 24. 6. 1964 fl., fr., van Rensburg 2935 (B!, K!, SRGH!); Choma Distr., on Wrights Farm, 6. 2. 1963 fl., Astle 2029 (SRGH!); Muckle Neuk 12 mls N of Choma, 1300 m, 27. 11. 1954 fl., Robinson 971 (K!); Choma, 1350 m, 14. 9. 1957 fl., Robinson 2438 (M!);

Mapanza, 1100 m, 29. 9. 1957 fl., ROBINSON 2453 (M!). – Eastern (E): Chadiza, 850 m, 1. 12. 1958 fl., ROBSON 805 (BM!, K!, LISC!).

Zimbabwe. Northern (N): Gokwe Distr., about 1 mile N of Gokwe, 30. 12. 1963 fl., BINGHAM 1042 (SRGH!). – Central (C): Salisbury, 1480 m, 16. 10. 1955 fl., DRUMMOND 4902 (BR!, FI!, K!, LISC!, S!); Hartley Poole Distr., 28. 4. 1948 fl., HORNBY 2958 (BM!, K!, LISC!); Gwelo Distr., Old Dog Ranch, 12. 1. 1963 fl., LOVERIDGE 558 (K!, SRGH!); 18 mls SSE of Que Que, 1300 m, 10. 3. 1966 fl., BIEGEL 983 (EA!, SRGH!); Mlezu Govt. School Farm, 1300 m, 30. 12. 1966 fl., SIMON 574 (K!); s. loco spec., 4. 1.1966 fl., BIEGEL 762 (K!); S. Marandellas, Aug. 1931 fl., MYRES 219 (K!); Marandellas, Dehn 559 (M!). – Western (W): Shangani/Bubi Distr., Gwampa Forest Reserve, 900 m, Jan. 1956 fl., GOLDSMITH 73/56 (K!, LISC!); Bulawayo, 1370 m, Dec. 1956 fl., MILLER 4014 (K!, LISU!); Matopos, Nov. 1902 fl., fr., EYLES 1115 (K!, SRGH!); Matobo, 11. 12. 1947 fl., WEST 2475 (K!).

Malawi. Northern (N): Chitipa Distr., 0,5 mls W of Kaporo cross road, 1270 m, 29. 12. 1977 fl., PAWEK 13452 (BR!, K!, SRGH!); Mzomba Distr., 10 mls E of Mzambazi, 1200 m, 30. 12. 1975 fl., PAWEK 10666 (BR!, K!). – Central (C): Kasungu Nat. Park, 1050 m, 21. 12. 1970, HALL-MARTIN 1279 (SRGH!); Agric. Res. Station near Lilongwe, 17. 10. 1952 fl., KANTIKANA 15 (BM!). – Southern (S): Namasi Zomba, Nov./Dec. 1899, CAMERON 75 (K!).

Botswana. Northern (N): Chobe Nat. Park, Kasane, 29. 8. 1970 fr., MAVI 1144 (SRGH!); Kazuma Forest, 900 m, Dec. 1966 fr., MUTAKELA 130 (SRGH!). – Southeastern (SE): Gabarones, Ootse Hill, 1400 m, 6. 4. 1974 fl., MOTT 228 (K!, SRGH!).

Südafrika. Transvaal: Waterberg, 30 mls W of Naboomspruit, 1800 m, 27. 12. 1931 fl., GALPIN 11649 (K!); Waterberg Hills, Warmbaths, 3. 12. 1947 fl., SIDEY 1352 (S!); Warmbath Hills, 31. 3. 1968 fl., DAHLSTRAND 2213 (G!, W!); near Nylstroom, 3. 10. 1938 fl., HAFSTRÖM & ACOCKS 1353 (S!); Magaliesberge W Pretoria, 1400–1500 m, 5. 6. 1955 fl., SCHLIEBEN 7008 (B!, BR!, G!, HBG!, M!), 14. 12. 1955 fl., SCHLIEBEN 7688 (B!, BR!, HBG!, G!, K!, M!), 1660 m, 6. 11. 1893 fl., SCHLECHTER 3644 (BR!, C!, G!, K!, S!, UPS!); Magaliesberg, Hornsnek, 15. 1. 1929, HUTCHINSON 2584 (K!); Tygerpoort, Kopje, 9. 11. 1957 fl., MERXMÜLLER 306 (BM!, K!, M!); Odendaals Rust, Bezuidenhoutskraal, Maquassie, 13. 2. 1970 fl., MORRIS & ENGELBRECHT 1159 (EA!, K!); Hartebeestnek near summit, 14. 11. 1903 fl., BURT-DAVY 774 (K!); Daspoort, 1. 5. 1904 fl., LEENDERTZ 155 (K!); Pretoria, Zilikats nek, 14. 2. 1919 fl., SLENT s. n. (S!); Fochville 40 mls WSW Johannesburg, 1600 m, 5. 11. 1961 fl., DAHLSTRAND 446 (C!, GB!), 2. 2. 1965 fl., DAHLSTRAND 1504 (GB!); Houtport 33,5 mls SE of Johannesburg, 3. 2. 1950 fl., fr., MOGG 18527 (SRGH!, UPS!); Krugersdorp, 2. 1. 1950 fl., MOGG 18225 (LISC!), 1. 11. 1953 fl., MOGG 22227 (SRGH!); Witwatersrand, Albeston, 21. 11. 1926 fl., MOSS 13782 (BM!, BR!); Steenboshfontein, April 1929 fr., GILMORE 1894 (G!); Rustenburg Distr.: Woodstrek, 1200 m, Nov. 1903 fl., PEGLER 1023 (K!), s. loco spec., 1370 m, 6. 1. 1905 fl., NATION 200 (K!). – Natal: Port Edward, WAGER s. n. (LD!).

6.3.2.3 *Becium centrali-africanum*-Gruppe

Perennierend, meist mehrstengelig aus holzigem Wurzelstock. Basale Seitenadern in der Blattlamina bogig bis parallel weit zur Spitze vorlaufend. Calyx seitlich dicht wollig behaart. Die Gruppe besteht bis jetzt nur aus der namengebenden Art: *12. B. centrali-africanum*.

12. Becium centrali-africanum (R. E. Fries) Sebald

Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A., 405:10 (1987); Basionym: *Ocimum centrali-africanum* R. E. Fries, Wiss. Ergebn. Schwed. Rhod.-Kongo Exped. 1911–12, 1:286 (1916). – Syntypi: Zambia: Prope Fl. Kalungwisi, 30. 10. 1911, R. E. FRIES 1166 (holo. UPS!); Msisi prope Abercorn, Nov. 1911, R. E. FRIES 1282 (holo. UPS!). – **Abb. 13, 43.**

Syn.: *Becium homblei* (De Wildeman) Duvign. & Plancke inBiol. Jaarb. 27:239 (1959); *Ocimum homblei* De Wildeman, Contrib. Fl. Katanga: 180 (1921); DE WILDEMAN in Ann. Soc. Sc. Brux. 41/2:22 (1921). – Syntypi: Katanga: Plateau de Biano, Katentania, Nov. 1912 fl., HOMBLÉ 844 (holo. BR!); Elisabethville, savane boisée, 18. 3. 1912, BEQUAERT 267 (holo. BR!).
Becium katangense (Robyns & Lebrun) Duvign & Plancke comb. ined.?; *Ocimum katangense* Robyns & Lebrun in Rev. Zool. & Bot. Afr. 16: 368 (1928). – Typus: Katanga:

Abb. 43. *B. centrali-africanum* (links Fries 1166, rechts 1282, UPS, Syntypi). – Foto: H. Lumpe.

Environs d'Elisabethville, Katuba, ferme Droogmans, Okt. 1927, QUARRE 692 (holo. BR!, iso K!). – Bei BROOKS & MALAISSE (1985) wird versehentlich als Autor des Artepitheton *katangense* de Wildeman angegeben. Ob und wo die Kombination *Becium katangense* korrekt publiziert worden ist, konnte noch nicht ausfindig gemacht werden.
Becium hirsutissimum Duvigneaud in Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 90:228 (1958). – Typus: Zaire, Katanga, Mitwaba, steppe de plateau apres incendie, Nov. 1956 fl., DUVIGNEAUD & TIMPERMAN 2699, 01 (holo. BRLU!).

Perennierend, meist vielstengelig aus kräftigem, holzigem Wurzelstock; Stengel aufrecht, meist nur wenig verzweigt, 20–80 cm hoch, meist vorwärts anliegend oder ± abstehend sehr kurz behaart, selten auch länger als 0,5 mm; Haare an der Pflanze einfach, oft mehrzellig. Blätter linear-lanzettlich, verkehrt-lanzettlich, verkehrt-eiförmig bis eiförmig, oft ganzrandig, manchmal distal gesägt, meist spitz oder zugespitzt, basal allmählich verschmälert bis zusammengezogen, 2–10 cm lang, sitzend oder nur undeutlich kurzstielig, oft fast kahl und nur auf den Adern etwas kurzhaarig, seltener auch dichter und etwas länger behaart; Punktdrüsen auf beiden Seiten dicht; die basisnahen Seitenadern verlaufen bogig bis fast parallel auffallend weit gegen die Blattspitze vor. Infloreszenz anfangs dicht und kurz, nur unterste Scheinquirle abgesetzt, aus 5–15 Scheinquirlen, später bis 18 cm lang werdend; Pedicelli 1–4 mm lang, dicht weiß wollig bis abstehend behaart. Brakteen linear-lanzettlich, 4–6 (–10) mm lang, häufig mit gekrümmten Spitzen. Calyx zur Blütezeit 4–7 mm lang, später hinten 7–12 mm, vorn 8–12 mm lang; Gestalt ganz ähnlich wie bei *B. obovatum*, aber die seitliche Fläche (manchmal nur im randnahen Bereich) dicht weiß wollig behaart. Corolla meist blaßlila, seltener weiß, 10–18 mm lang, Gestalt ähnlich wie bei *B. obovatum*, aber Mittelloben der Oberlippe am Rand abgerundet oder nur seicht gezähnelt; Tubus 4–7 mm, Unterlippe 4–7 mm, oft kahnförmig und vorgestreckt, Oberlippe 7–13 mm lang, ± ausgebreitet. Stamina ähnlich wie *B. obovatum*, 14–28 mm exsert, hintere aber stets mit auffallend großem Anhängsel (1,0–1,8) × (0,5–0,9) mm; Antheren 1,0–1,7 mm lang. Stylus-Äste fast gleich, 0,8–1,2 mm lang, Stylus etwas länger als die Stamina. Loben des Diskus oft fast die Höhe der Loculi erreichend, vorn und hinten gleich hoch. Nüßchen fast rundlich im Umriß, etwas abgeflacht, (2,4–3,4) × (2,0–3,0) mm groß.

Vorkommen: In Grasland und Savannen, offenbar weitgehend feuerresistent, besonders auf kupferhaltigem Gestein (Dolomit, Quarzit); Damboränder; 850–2700 m.

Verbreitung: Zaire [Haut-Katanga (Shaba) XI]; Tansania (T4); Zambia (N, B, W, C,); Zimbabwe (N, C, E); Abb. 18.

Zaire. Haut-Katanga (Shaba) (XI): Grelco, plateau Biano, 1600 m, Oct. 1939 fl., QUARRE 5884 (BR!); Munama, KERKVOORDE 162 (BR!); Lubumbashi, 18. 3. 1912 fl., BEQUAERT 267 (BR!) & div. coll.; Luiswishi, 18 km NNW Lubumbashi, 1300 m, 14. 2. 1982 fl., MALAISSE & ROBBRECHT 2117 (BR!) & div. coll.; 22 km d'Lubumbashi, a Niammumenda, 1300–1400 m, 9. 10. 1957 fl., SYMOENS 4807 (K!, S!); Lupoto NW Lubumbashi, 4. 10. 1978 fl., MALAISSE 9565, 9571 bis (BR!); Etoile, 1230 m, 23. 11. 1974 fl., MAILAISSE 7976 (BR!), 1260 m, 25. 11. 1983 fl., MALAISSE 12821 (BR!); Karavia, Nov. 1933, QUARRE 3622 (BR!); Kapona – Manano, 17. 7. 1957 fl., DEVRED 3620 (K!, SRGH!); Kansota, 1300 m, 15. 12. 1981 fl., MALAISSE 12128 (BR!); Folgende Belege gehören zu dem besonderen Upemba-Biotyp: Parc National de l'Upemba, Mukana, 30. 4. 1948 fl., DE WITTE 04357 (BR!), 28. 3. 1949 fl., DE WITTE 05919 (BR!); Hotel Mitwaba, Sept. 1945 fl., MORTELSMANS 57 (BR!); Parc National de l'Upemba, Heine U 52 (BR!); Ruashi, 1250 m, 11. 6. 1977, MALAISSE 9293 (BR!). Für folgende Belege verwendet AYOBANGIRA „in schedis" und in einem mir zugänglich gemachten Manuskript den Namen *Becium mitwabense* Ayobangira: Mitwaba, 9. 9. 1956 fl., DUVIGNEAUD & TIMPERMAN 2692 (BRLU!); 20 km NE de Kapulo, 25. 6. 1957, DUVIGNEAUD 3711 (BRLU!); DESENFANS 4029 (BRLU!) und 5393 (BRLU!), beide s. loco spec. *B. mitwabense* Ayobangira soll zwar mit *B. centrali-africanum*

am nächsten verwandt sein, sich hauptsächlich durch ledrige Blätter und den kaum behaarten Kelch unterscheiden. Die wollige Behaarung ist auf den unmittelbaren Randbereich der Kelchunterlippe begrenzt wie bei dem Upemba-Biotyp. Mitwaba als namengebende „Typuslokalität" liegt im gleichen Raum. Sollte der Name *B. mitwabense* Ayobangira gültig publiziert werden, müßte er in die Synonymie von *B. centrali-africanum* verwiesen werden, da diese Sippe sicherlich nicht spezifisch verschieden ist von *B. centrali-africanum*. Allenfalls könnte man ihn im Rang einer Varietät weiterführen. In dieser Varietät können dann auch die oben dem „Upemba-Biotyp" zugeordneten Belege aufgenommen werden.

Tansania. Western (T4): Ufipa Distr.: Mbesi Forest, 2700 m, 9. 11. 1956 fl., RICHARDS 6950 (BR!, K!), 21.–26. 11. 1958 fl., NAPPER 992 (K!, UPS!); on Tansania-Zambia border, Sumbawanga road, 1650 m, 27. 9. 1959 fl., RICHARDS 11478 (K!).

Zambia. Northern (N): Mbala Distr.: 5 mls from Abercorn, Mpulunga road, 28. 9. 1949 fl., BULLOCK 1090 (B!, BR!, K!); Top of Kambole Escarpment near Abercorn, 1500 m, 11. 9. 1960 fl., RICHARDS 13221 (BR!, K!, SRGH!); Msisi prope Abercorn, Nov. 1911 fl., FRIES 1282 (UPS!); Chitimbwa road, 20. 8. 1970 fl., SANANE 1332 (K!, UPS!); Mpulungu-Abercorn Road near Kasama turning, 11. 10. 1974 fl., RICHARDS 2016 (BR!, K!); Mbala Township, 1650 m, 20. 9. 1968 fl., KUHNI 15 (K!); Kawambwa Distr.: Kawambwa, 28. 8. 1957 fl., FANSHAWE 3489 (K!); Kawambwa-Fort Rosebery Road, 10 mls from K., 1290 m, 27. 11. 1961 fl., RICHARDS 15389 (K!); Ntenke, Kawambwa, 10. 9. 1963 fl., MUTIMUSHI 465 (K!, SRGH!); Mpika-Shiwa Ngandu, 1500 m, 17. 9. 1938 fl., GREENWAY 5698 (K!). – Barotseland (B): Balovale, 24. 9. 1964 fl., FANSHAWE 8916 (K!, SRGH!); Mankoya, 17. 10. 1964 fl., FANSHAWE 8968 (SRGH!); 18. 10. 1964 fl., FANSHAWE 8979 (K!). – Western (W): Kitwe, 1. 1. 1967 fl., FANSHAWE 9882 (BR!, K!), 10. 2. 1967 fl., FANSHAWE 10000 (SRGH!); Garneton, 7 mls N of Kitwe, 1275 m, 9. 10. 1961 fl., LINLEY 192 (SRGH!); Solwezi Distr.: Chingalola-Solwezi, 29. 9. 1947 fl., GREENWAY & BRENAN 8131 (BR!, K!); Mwinilunga Distr.: 30 mls E of Boma, 11. 9. 1930 fl., MILNE-REDHEAD 1094 (S!); about 8 mls W of Kakomo, 30. 7. 1952 fl., ANGUS 581 (BR!, K!). – Central (C): Luanshya, 14. 9. 1955 fl., FANSHAWE 2444 (BR!, K!, LISC!); Roan Antelope Copper Mine, 2. 11. 1950 fl., s. coll. (K!); Ndola, 21. 10. 1953 fl., FANSHAWE 364 (K!); 28 mls E of Lusaka, Allies Mine, 11. 9. 1962 fl., COLE 56 (K!); between Broken Hill zinc mine and Bwana Mcuba copper mine, Oct. 1906 fl., ALLEN 317 (K!).

Zimbabwe. Northern (N): Lomagundi Distr.: Cedric mine, Dec. 1965 fl., WILD 7484 (BR!, K!, SRGH!); Alaska mine, 3. 2. 1965 fr., WILD & SIMON 6779 (BR!, K!, LISC!); Molly South Hill, 14. 12. 1964 fl., WILD & DRUMMOND s. n. (BM!, BR!, K!, M!, LISC!); Doma, Silverside mine, 15. 12. 1964 fl., WILD 6765 (BM!, BR!, EA!, K!, LISC!, M!, SRGH!), 3. 11. 1965 fl., SIMON 500 (EA!, K!, LISC!, SRGH!); Shamva Distr., Tipperary Ni-Cu outcrop, 19. 12. 1967 fl., WILD 7667 (B!, K!, LISC!, SRGH!). – Central (C): Goromonzi Distr.: Chindamora Reserve, 20. 10. 1967 fl., GROSVENOR 440 (K!, LISC!, SRGH!), 2.11. 1960 fl., RUTHERFORD-SMITH 343 (BR!, K!, LISC!, M!, SRGH!); Marandellas, Dec. 1926 fl., RAND 354 (BM!). – Eastern (E): Inyanga Distr.: Holdenby, 9. 10. 1953 fl., West 3340 (K!, LISC!), 850 m, 19. 10. 1969 fl., BIEGEL & MÜLLER 3199 (K!, SRGH!).

Bemerkungen: *B. centrali-africanum* (in der entsprechenden Literatur fast immer als *B. homblei* aufgeführt) gilt als gute Indikatorpflanze für kupferhaltige Böden. Die Art wurde von allen Schwermetallpflanzen Afrikas am besten untersucht (siehe zusammenfassende Darstellung bei BROOKS & MALAISSE 1985). Nach HOWARD-WILLIAMS (1971) kommt die Art in Zimbabwe in 8 isolierten Gebieten vor, die sehr verschiedene Bodentypen aufweisen. Außer auf Böden mit hohem Kupfergehalt kommt sie auch auf nickelreichen Serpentinböden, auf Böden mit hohem Blei- und Arsengehalt, aber in einem Fall auf sandigem Granitböden vor, in denen Schwermetalle nur in Spuren vorhanden waren. Nach WILD & HEYTING (1966) und HOWARD-WILLIAMS (1971) unterscheiden sich die heute oft geopraphisch isolierten und vorwiegend auf schwermetallreiche Böden beschränkten Populationen signifikant in manchen Merkmalen. Man muß annehmen, daß die Art sich aus einer einst weiter verbreiteten Art entwickelt hat, von der viele Biotypen auf anderen als schwermetallreichen Böden ausgestorben sind. Doch ist die Entwicklung der übriggebliebenen Biotypen noch nicht zu vikariierenden Endemiten im Artrang fortgeschritten.

Die Blattform zeigt eine beträchtliche Variationsbreite. *B. homblei* repräsentiert Pflanzen mit ziemlich breiten Blättern, *B. katangense* Pflanzen mit besonders schmalen Blättern, die besonders im Gebiet von Lubumbashi (Shaba) vorkommen. Gelegentlich kommen Pflanzen mit ternater Blattstellung vor, so zum Beispiel im Parc National de l'Upemba (Shaba) bei den Belegen DE WITTE 2788, 05919, HEINE U 12, U 52. Bei diesen Belegen ist auch die typische wollige Behaarung der Kelchseiten auf den Rand beschränkt. Der obere Kelchzahn ist bei diesen und weiteren Belegen aus dem Upemba-Gebiet deutlich vorgezogen und überragt nicht selten die Doppelpfrieme der unteren Kelchzähne.

B. hirsutissimum Duvign. ist eine besonders lang (1–2 mm) behaarte Form von *B. centrali-africanum*, die in der Behaarung des Kelches mit den Pflanzen (nämlich die wollige Behaarung auf den Rand beschränkt) des dortigen Gebiets im Bereich des Parc National de l'Upemba gut übereinstimmt. Auch der obere Kelchzahn ist wie bei den übrigen, aber weniger stark behaarten Pflanzen dieser Gegend relativ weit vorgezogen.

6.3.2.4. *Becium obovatum*-Gruppe
(folgt im zweiten Teil)

7. Bestimmungsschlüssel der *Becium*-Arten

(folgt im zweiten Teil)

8. Taxa excludenda

(folgen im zweiten Teil)

9. Literatur

AGNEW, A. D. Q. (1974): Upland Kenya wild flowers. 827 pp.; Oxford.

AHTI, T., HÄMET-AHTI, L. & B. PETTERSON (1973): Flora of the inundated Wadi Halfa reach of the Nile, Sudanese Nubia, with notes on adjacent areas. – Ann. Bot. Fennici **10**: 131–162; Helsinki.

ASHBY, M. (1935): The genus *Hemizygia* Briq. – J. Bot. **73**: 312–318, 343–357; London.

– (1936): The genus *Endostemon* N. E. Brown. – J. Bot. (London) **74**: 121–132; London.

– (1938): The African species of the genus *Orthosiphon* Benth. – J. Bot. (London) **76**: 1–48; London.

BAKER, J. G. (1895): *Orthosiphon comosum*. – *In*: Decades Kewensis. – Kew Bull. **1895**: 180–186; London.

– (1900): Labiatae. – *In*: THYSELTON-DYER (ed.): Flora of Tropical Africa **5**: 332–502; London & Ashford.

BENTHAM, G. (1830): *Orthosiphon*. – Bot. Reg. **15**: sub tab. 1300; London.

– (1832–1836): Labiatarum genera et species. LXVIII + 783 pp; London.

– (1848): Labiatae. – *In*: A. DE CANDOLLE, Prodr. syst. nat. reg. veg. **12**:27–603, 697–701; Paris.

BENTHAM, G. & J. D. HOOKER (1873–1876): Genera plantarum **2**, 1279 pp.; London.

BRENAN, J. P. M. (1978): Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. – Ann. Missouri Bot. Gard. **65**: 437-478; St. Louis.

BRIQUET, J. (1897): Labiatae. – *In*: ENGLER-PRANTL (eds): Die natürlichen Pflanzenfamilien **4** (3a): 183–375; Leipzig.

BROOKS, R. R. & F. MALAISE (1985): The heavy metal-tolerant flora of South-Central Africa. X + 199 pp.; Rotterdam & Boston.

BROUN, A. F. & R. E. MASSEY (1929): Flora of the Sudan. 502 pp.; London.

BROWN, N. E. (1910): *Becium*. – *In*: THISELTON-DYER (ed.): Flora capensis **5** (1): 230–233; London.

CHIOVENDA, E. (1919): Le piante raccolte dai prof. G. DAINELLI e O. MARINELLI in Eritrea nel 1905–06. – Nuovo Giorn. Bot. Ital. (Nuova Ser.) **26**:147–168; Firenze.
– (1932): Flora Somala **2**, XVI + 482 pp.; Modena.
CODD, L. E. (1964): The South African species of *Orthosiphon*. – Bothalia **8**: 149–162; Pretoria.
– (1976): The South African species of *Hemizygia* (Lamiaceae). – Bothalia **12** (1): 1–20; Pretoria.
– (1983): *Becium* J. Lindley. – *In*: Proposals to conserve or reject. – Taxon **32** (3): 490–491; Utrecht.
– (1985): Lamiaceae. – *In*: Fl. South. Afr. **28** (4), 247 pp.; Pretoria.
COMPTON, R. H. (1976): The flora of Swaziland. J. South Afr. Bot., (Suppl.) **11**, 684 pp.; Kirstenbosch.
CRAMER, L. H. (1981): Lamiaceae. – *In*: DASSANAYAKE & FOSBERG (eds): A revised handbook to the flora of Ceylon **3**: 108–194; New Delhi.
CRIBB, P. J. & G. P. LEEDAL (1982): The mountain flowers of southern Tanzania. 244 pp.; Rotterdam.
CUFODONTIS, G. (1963): Enumeratio plantarum Aethiopiae. – *In*: Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles (Suppl.) **33**: 829–854; Bruxelles.
DUVIGNEAUD, P. (1958): La végétation du Katanga et de ses sols metallifères. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. **90**: 127–286; Bruxelles.
DUVIGNEAUD, P. & J. PLANCKE (1959): Les "*Acrocephalus*" arborescents des plateaux katangais. – Biol. Jaarboek Dodonaea **27**: 214–257; Gent.
DUVIGNEAUD, P. & S. DENAEYER-DE SMET (1963): Cuivre et végétation au Katanga. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. **96**: 93–231; Bruxelles.
DYER, R. A. (1975): The genera of Southern African flowerin plants. **1**. 756 pp.; Pretoria.
FORSSKÅL, P. (1775): Flora aegytiaco-arabica. 32 pp. + CXXVI pp. + 220 pp.; Copenhagen.
GILLI, A. (1973): Beiträge zur Flora von Tanganyika und Kenya. IV. Sympetalae (ohne Compositae). – Ann. Naturhist. Mus. Wien **77**: 15–57; Wien.
HOWARD-WILLIAMS, C. (1971): Morphological variation between isolated populations of *B. homblei* growing in heavy metall soils. – Vegetatio **23**: 141–151; The Hague.
KRAUSS, F. (1845): Pflanzen des Cap- und Natal-Landes. Forts. Labiatae-Santalaceae. – Flora **28**: 65–80; Regensburg.
LANZA, D. (1939): Labiatae. – *In*: Miss. Biol. Paese dei Borana **4**: 182–189; Rom.
LAUNERT, E. & A. SCHREIBER (1969): Lamiaceae. – *In*: H. MERXMÜLLER (ed.): Prodromus einer Flora von Südwestafrika **123**, 32 pp.; Lehre.
LEITNER, J. (1942): Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der Labiatae. – Österr. Bot. Z. **91**: 29–40; Wien.
LINDLEY, J. (1842): *Becium bicolor*. – Edward's Bot. Reg. **28** (Misc.): 42–43; London.
LINNÉ, C. (1753): Species plantarum. **2**: 561–1200; Stockholm.
– (1754): Genera plantarum. Ed. 5.; XXXII + 500 pp.; Stockholm. [Reprint 1960; Weinheim & Codicote]
MALAISSE, F. P. (1983): Phytogeography of the copper and cobalt flora of Upper Shaba (Zaire), with emphasis on its endemism, origin and evolution mechanisms. – Bothalia **14** (3–4): 497–504; Pretoria.
MEYER, E. (1838): Commentariorum de plantis Africae australioris. **2**: LVII–LXX + 173–326; Leipzig.
MORTON, J. K. (1962): Cytotaxonomic studies on the West African Labiatae. – J. Linn. Soc. London, Botany, **58**: 231–283; London.
PERKINS, J. R. (1913): Labiatae. – *In*: J. MILDBRAED (ed.): Wiss. Ergebn. Deutsch. Zentral-Afr.-Exp. 1907–1908, **2** (6): 546–555; Leipzig.
PICHI-SERMOLLI, R. (1950): Sulla sistematica e nomenclatura di alcune piante dell' Abissinia. – Webbia **7**: 325–351; Firenze.
RISCH, G. (1956): Die Pollenkörner der Labiaten. – Willdenowia **1** (4): 617–641; Berlin.
SEBALD, O. (1980): Die Gattung *Leucas* R. Brown (Labiatae) in Afrika und auf der Arabischen Halbinsel. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **341**: 1–200; Stuttgart.
– (1987): Studien an afrikanischen und arabischen Sippen von *Becium* und *Ocimum* (Lamiaceae). – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **405**: 1–15; Stuttgart.
TAYLOR, G. in GOOD, R. D. & G. TAYLOR (1931): Labiatae. – *In*: GOSSWEILER's Portuguese West African Plants. – J. Bot. (London) (Suppl. 2), **69**: 146–169; London.

VERDCOURT, B. (1952): Labiatae. – *In*: Notes from the East African Herbarium. – Kew Bull.**1952**: 364–365; London.

WHITE, F. (1970): Floristics and plant geography. – *In*: J. D. CHAPMAN & F. WHYTE: The evergreen forests of Malawi. 190 pp.; Oxford.

WILD, H. & A. HEYTING (1966): An analysis of variation of leaf dimensions of *Becium homblei* (De Wild.) Duvigneaud & Plancke and *Becium obovatum* (E. Mey.) N. E. Br. – Bot. Notiser **119**: 349–357; Lund.

WILLDENOW, C. L. (1800–1803): CAROLI a LINNÉ Species Plantarum. (Ed. 4) **3**, 2409 pp.; Berlin.

WOOD, J. R. I. (1983): The genus *Ocimum* (Labiatae) in FORSSKÅL's Flora Aegyptiaco-Arabica. – Kew Bull. **37**: 597–603; London.

10. Verzeichnis der wissenschaftlichen Pflanzennamen

Acrocephalus 18
Bechium A. P. de Cadolle 5
Becium J. Lindley 3, 4, 5, 7, 9, 10, 16, 18, 19, 20, 21, 31
subgen. *Becium* 33, **36**
sect. *Becium* 7, 10, 18, 21, **51**
sect. *Serpyllifolium* Sebald 7, 14, 17, 19, 21, **36**, 38
subgen. *Monobecium* Sebald **subgen. nov.** **34**
subgen. *Orthobecium* Sebald **32**
affine (Hochst. ex Benth. in DC.) Chiov. 6
var. *cyclophyllum* Chiov. 6, 54
albostellatum Verdc. 6, 8
angustifolium-Gruppe 7, **59**
angustifolium (Benth.) N. E. Brown 7, 14, 28, 54, **61**
aureoviride Duvign. 6
bequaertii (De Wild.) Ayobangira comb. ined. 49
bicolor Lindley 4, 5, 31, 51
burchellianum (Benth.) N. E. Brown 14, 16, 18, 19, 28, 31, **40**
cameronii (Baker) P. J. Cribb 6, 42
capitatum Agnew 6
centrali-africanum-Gruppe 65
centrali-africanum (Fries) Sebald 6, 8, 9, 28, **65**
comosum (Baker) comb. ined. 6
ctenodon Gilli 6, 46
dhofarense Sebald 6, 14, 16, 17, 21, 28, **32**, 33
duvigneaudii Ayobangira in schedis 49
ellenbecki (Gürke) Cufod. 6, 9, 14, 17, 28, **36**
empetroides Duvign. 6
ericoides Duvign. et Plancke 6
filamentosum-Gruppe 7, **51**
filamentosum (Forssk.) Chiov. . . . . 3, 6, 7, 14, 16, 21, 24, 31, **51** ff.
fimbriatum (Briq.) Sebald 6, 7, 9, 14, 16, 17, 19, 21, 28, 32, **42**
var. *angustilanceolatum* (De Wild.) Sebald 6, 44, **46**
var. *bequaertii* (De Wild.) Sebald **comb. et stat. nov.** 45, **49**
var. *ctenodon* (Gilli) Sebald 6, 17, 45, **46**, 49
var. *fimbriatum* **45**
var. *microphyllum* Sebald **var. nov.** 44, **51**
formosum (Gürke) Chiov. ex Lanza 9, 28, **59**
grandiflorum (Lam.) Pichi-Serm. 3, 5, 6, 14, 17, 28, 34
hirsutissimum Duvign. 6, 67, 69
homblei (De Wild.) Duvign. et Plancke 6, 65, 68
irvinei (Morton) Sebald **comb. nov.** 9, 14, 19, 21, 28, 31, **34**
katangense (Robyns et Lebrun) Duvign. & Plancke comb. ined. 65, 69
knyanum (Vatke) N. E. Brown ex Broun et Massey 6, 51
metallorum Duvign. 6

minutiflorum Sebald 3, 6, 14, 20, 28, 31, 51, **59**
mitwabense Ayobangira in schedis 68
modestum (Briq.) G. Taylor 6
neumannii (Gürke) Cufod. 6
obovatum-Gruppe 3, 69
obovatum (E. Mey. ex Benth. in E. Mey.) N. E. Brown . 5, 7, 9, 10, 14, 16, 17, 19, 21, 31
var *galpinii* (Gürke) N. E. Brown 5
var. *glabrius* (Benth. in E. Mey.) Cufod. 6
var. *hians* (Benth.) N. E. Brown 5
var. *knyanum* (Vatke) Cufod. 6, 51, 54
var. *obovatum* 3
obovatum auct. 54
peschianum Duvign. et Plancke 6
pumilum (Gürke) Chiov. ex Lanza 6
schweinfurthii (Briq.) N. E. Brown ex Broun et Massey 6
serpyllifolium (Forssk.) J. R. I. Wood 6, 14, 16, 21, 28, 36, **38**
stirbeyi (Schweinf. et Volk.) Cufod. 6
ternatum G. Taylor 6
thymifolium Duvign. 6
verticillifolium (Baker) Cufod. 6, 28, **61**
spec. A Agnew 6, 54
spec. C Agnew 6
Endostemon N. E. Brown 10, 20
Hemizygia (Benth.) Briq. 3, 5, 9, 10, 16, 20
bracteosa (Benth.) Briq. 20
teucriifolia (Benth.) Briq. 20
tuberosa Hiern 5, 44
Lamiaceae
subfam. Ocimoideae 10, 18
subtrib. Moschosminae Briq. 20
subtrib. Ociminae 20
Leucas glabrata (Vahl) Smith in Rees 28
neuflizeana Courbon 28
Moschosma 18
Ocimum auct. 4
Ocimum L. 3, 5, 6, 12, 18, 19, 20, 21
sect. *Gymnocimum* Benth. 19, 20
sect. *Hemizygia* Benth. 19
sect. *Hierocimum* Benth. 19, 20
sect. *Ocimodon* Benth. 5, 6, 17, 19, 20
§ *Basilica* Briq. 6, 19
§ *Gratissima* Benth. 19
§ *Hiantia* Benth. 4, 5, 19
abyssinicum 51
adscendens Willd. 4, 5, 54
affine Hochst. ex Benth. in DC. 4, 6
andongense Hiern 44
angustifolium Benth. in DC. 4, 5, 61
angustilanceolatum De Wild. 4, 46
basilicum L. 17, 19
bequaertii De Wildeman 4, 49
burchellianum Benth. 4, 5, 40
calycosum Hochst. nom. nud. 54
cameronii (Baker) Fries 4, 42
capitatum Baker 4, 6
centrali-africanum Fries 4, 6, 65
comigerum Hochst. ex Briq. 4, 54
cyclophyllum Chiov. 54
decumbens Gürke 4

descampsii Briq. 4
ellenbeckii Gürke 4, 6, 36
elskensii Robyns et Lebrun 4
filamentosum Forssk. 4, 5, 6, 51
filamentosum auct. 4, 51
filiforme Gürke 4, 61
fimbriatum Briq. 4, 6, 42
fissilabrum Briq. 4, 54
formosum Gürke 4, 59
galpinii Gürke 4
gracile Benth. 20
grandiflorum Lam. 4, 5, 6, 51
gratissimum L. 12, 17
heckmannianum Gürke 4
helianthemifolium Hochst. 4, 5, 42
hians Benth. in DC. 4, 6
var. *macrocaulon* Briq. 4
var. *microphyllum* Briq. 4
homblei De Wild 4, 6, 65
huillense Hiern 4
irvinei Morton 4, 34
jamesii Sebald 9, 20
kapiriense De Wild. 4
katangense Robyns et Lebrun 4, 65
knyanum Vatke 4, 6, 51
var. *astephanum* Baker 44
lamiifolium Hochst. ex Benth. in DC. 20
linearifolium Briq. 4
mildbraedii Perkins 4
modestum Briq. 4, 6
neumannii Gürke 4, 6
obovatum E. Mey. ex Benth. in E. Mey. 4, 5
obtusifolium E. Mey. ex Benth. in E. Mey. 20
odontopetalum Wright 4
odontosepalum S. Moore 4, 44
poggeanum Briq. 4, 61
polycladum Briq. 4, 54
pumilum Gürke 4, 6
punctatum Baker 4, 6
randii S. Moore 4, 61
rautanenii Briq. 4, 54
ringoetii De Wild. 4
roseo-violaceum Gürke 4
rotundifolium Gürke 4
rubrocostatum Robyns et Lebrun 4
schweinfurthii Briq. 4, 6
scoparium Gürke in Engler 4, 61
serpyllifolium Forssk. 4, 5, 6, 38, 40
var. *glabrius* Benth. 6
stenoglossum Briq. 4, 54
stirbeyi Schweinf. & Volkens 6
striatum Hochst. 4, 5
stuhlmannii Gürke 4
tereticaule Poir. 20
teucriifolium Hochst. 20
tuberosum (Hiern) Baker 44
urundense Robyns et Lebrun 4
usaramense Gürke 4
vanderystii De Wild. 4

verticillifolium Baker 4, 6, 41
Orthosiphon Benth. 3, 5, 6, 10, 12, 18, 20, 21
subgen. *Nautochilus* (Brem.) Codd 20
angolensis G. Taylor 5, 42
cameronii Baker 5, 6, 42
comosus Baker 5, 6, 32
comosus Wight ex Benth. in DC. 32
kirkii Baker 5, 6
stamineus Benth. 34
Platostoma 18
Thorncroftia N. E. Brown 10
Vernonia Schreb. 5

Anschrift des Verfassers:

Dr. Oskar Sebald, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, 8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 420	11 S.	Stuttgart, 31. 10. 1988

Zwei neue Garypininae-Arten (Pseudoscorpiones: Olpiidae) aus Afrika mit Bemerkungen zu den Gattungen *Serianus* Chamberlin und *Paraserianus* Beier

Two New Species of the Subfamily Garypininae (Pseudoscorpiones: Olpiidae), with Remarks on the Genera *Serianus* Chamberlin and *Paraserianus* Beier

Von Volker Mahnert, Genf

SMITHSONIAN
JAN 12 1989
LIBRARIES

Mit 18 Abbildungen

Summary

The two species *Serianus sahariensis* **n. sp.** and *Garypinus nicolaii* **n. sp.** are described from Algeria respectively from South Africa (Transvaal). The species are figured, their affinities are discussed. The type specimens of *Paraserianus bolivianus* Beier, 1939 from Bolivia are redescribed, this genus is considered a junior subjective **synonym** of *Serianus* Chamberlin, 1930. The genus *Serianus* seems to be very near to *Garypinus* Daday, 1888, a re-examination of the type species *serianus* (Chamberlin, 1923) and a re-evaluation of some characters might yield new synonymies.

Zusammenfassung

Aus Algerien und Südafrika (Transvaal) werden die Arten *Garypinus sahariensis* **n. sp.** und *Serianus nicolaii* **n. sp.** neu beschrieben und ihre Beziehungen diskutiert. Die Typen der Art *bolivianus* Beier – Typusart der Gattung *Paraserianus* Beier, 1939 aus Bolivien – werden ergänzend beschrieben und als Folge davon wird *Paraserianus* als jüngeres subjektives **Synonym** der Gattung *Serianus* Chamberlin, 1930 angesehen. Die bislang in der Literatur erwähnten Unterschiede zwischen *Serianus* und *Garypinus* Daday, 1888, sind sehr gering und vielleicht nicht stichhaltig.

1. Einleitung

Schon vor längerer Zeit hatte mir Herr Alain de Chambrier (Genf) eine kleine Pseudoskorpionausbeute übergeben, die er während einer Reise durch Nordafrika freundlicherweise für mich gesammelt hatte. Während des Studiums dieses Materials, in dem ich eine unbeschriebene Art der Gattung *Serianus* entdeckte, übermittelte mir

Herr Dr. W. SCHAWALLER (Stuttgart) einige Exemplare aus Südafrika (Transvaal), die sich auch als neue Art der Gattung *Garypinus* herausstellten. Diese Tiere wurden von Dr. V. NICOLAI (Marburg) gesammelt. Ich spreche an dieser Stelle den beiden Sammlern und dem Kollegen SCHAWALLER meinen aufrichtigen Dank aus, mir diese interessanten Tiere zum Studium anvertraut zu haben, und danke ihnen auch für ihre Geduld. Herr Dr. F. R. WANLESS (British Museum of Natural History, London) hatte mir mit großem Entgegenkommen die Typenexemplare von *Paraserianus bolivianus* Beier zugänglich gemacht, was mir eine Neubeurteilung dieser monotypischen Gattung ermöglichte.

2. Beschreibung der Arten

2.1. *Garypinus nicolaii* n. sp. (Abb. 1–5)

Material: Südafrika, Transvaal, Umgebung Nylstroom, Station Nylsvley, 5.–18. II. 1984, hinter Rinden verschiedener Bäume (*Acacia karro, Sclerocarya birrea, Burkea africana* und *Peltophorum africanum*), leg. V. NICOLAI: 1 ♂ (Holotypus) 1 ♂ 2 ♀♀ 1 Tritonymphe (Paratypen). Holotypus und Paratypen im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart (SMNS 2007), 1 ♂ Paratypus im Naturhistorischen Museum Genf.

Beschreibung: Gesamtfärbung gelblich. Tergite und Sternite schmal geteilt. Sklerotisierte Scheibe des Carapax 1,3 × länger als breit, ohne Querfurchen, Hinterrand breit verrundet desklerotisiert; 19–22 Carapaxborsten (4/4/–6/5–6/4/2), 4 deutlich gewölbte Augen, Vorderaugen um ca. 1/4 ihres Durchmessers vom Vorderrand, Hinteraugen etwas flacher und um ca. 3/4 ihres Durchmessers von Vorderaugen entfernt. Tergitbeborstung: Tergit I 6, II 4, III 4–5, IV–IX 6, X 10–11, XI 8–10 (auf X und XI jeweils 4 Tastborsten). Lobus der Pedipalpencoxa 2 Borsten, Palpencoxa 8, Coxal I 6–7, II 6, III 4, IV 3–5, Genitaloperkel des ♂ und des ♀ mit 8 zentralen Randborsten, Genitalkammer des ♂ mit beiderseits je 2–3 Börstchen, Sternit III 6, 2–3 Suprastigmalborsten, IV 5–6, 2 Suprastigmalborsten, V–IX meist 6, X 10 (4 Tastborsten), XI 4–6 (2 Tastborsten). Auf den Sterniten VI bis VIII in beiden Geschlechtern ein medianes diskales Borstenpaar, die an Tastborsten erinnern und in stark vergrößerten Areolen inserieren. Analkonus mit je 2 ventralen und dorsalen Borsten. Chelicere mit 5 langen Stammborsten, fester Finger mit 3 großen und 3 kleinen Zähnen, Lamina exterior abwesend oder sehr undeutlich, beweglicher Finger mit kleinem, kegelartigem Subapikallobus, Galea des ♂ apikal gebogen, mit sehr kurzer Apikalgabel und kurzem Seitenast in der Mitte oder auch fast ganz einfach, die des ♀ länger, mit Apikalgabel und Seitenast distal der Mitte, Serrula externa 17–18 Lamellen (basale segelartig verbreitert), Flagellum mit 4 Borsten (erste mit einigen Zähnen); Pedipalpen glatt, Trochanter mit undeutlichem Höcker, Femur kurz gestielt, 3,4–3,5× länger als breit, eine lange Tastborste ohne vergrößerte Areole etwas proximal der Mitte (TS = 0,39–0,42), Tibia 2,5–2,6×, Hand mit Stiel 2,0–2,2× (♀) bzw. 2,2–2,3× (♂) und 1,05–1,28× länger als Finger, Schere mit Stiel 3,8 (♀) bzw. 4,0–4,1 (♂), ohne Stiel 3,5–3,6× bzw. 3,8–3,9×; fester Finger mit 24–27 basad geneigten, basal flachen Zähnen, beweglicher Finger mit 19–21 Zähnen (9–11 distale mit kleiner Spitze); Trichobothrium *et* des festen Fingers allein in distaler, alle anderen in proximaler Hälfte, *ib-isb-ist-it* an Fingerbasis gruppiert, *st* des beweglichen Fingers etwas distal von *sb* (Abb. 3); vereinzelte Tasthaare (*ib, isb, est*) leicht verkürzt; Giftkanäle sehr kurz. Laufbein I: Basifemur 1,1–1,3×, Telofemur 1,6–1,7× länger als breit und 1,4–1,6× länger als Basifemur, gegen dieses kaum beweglich; Tibia 2,8–3,1×, Basitarsus 1,2×, Telotarsus 2,1–2,5× länger als

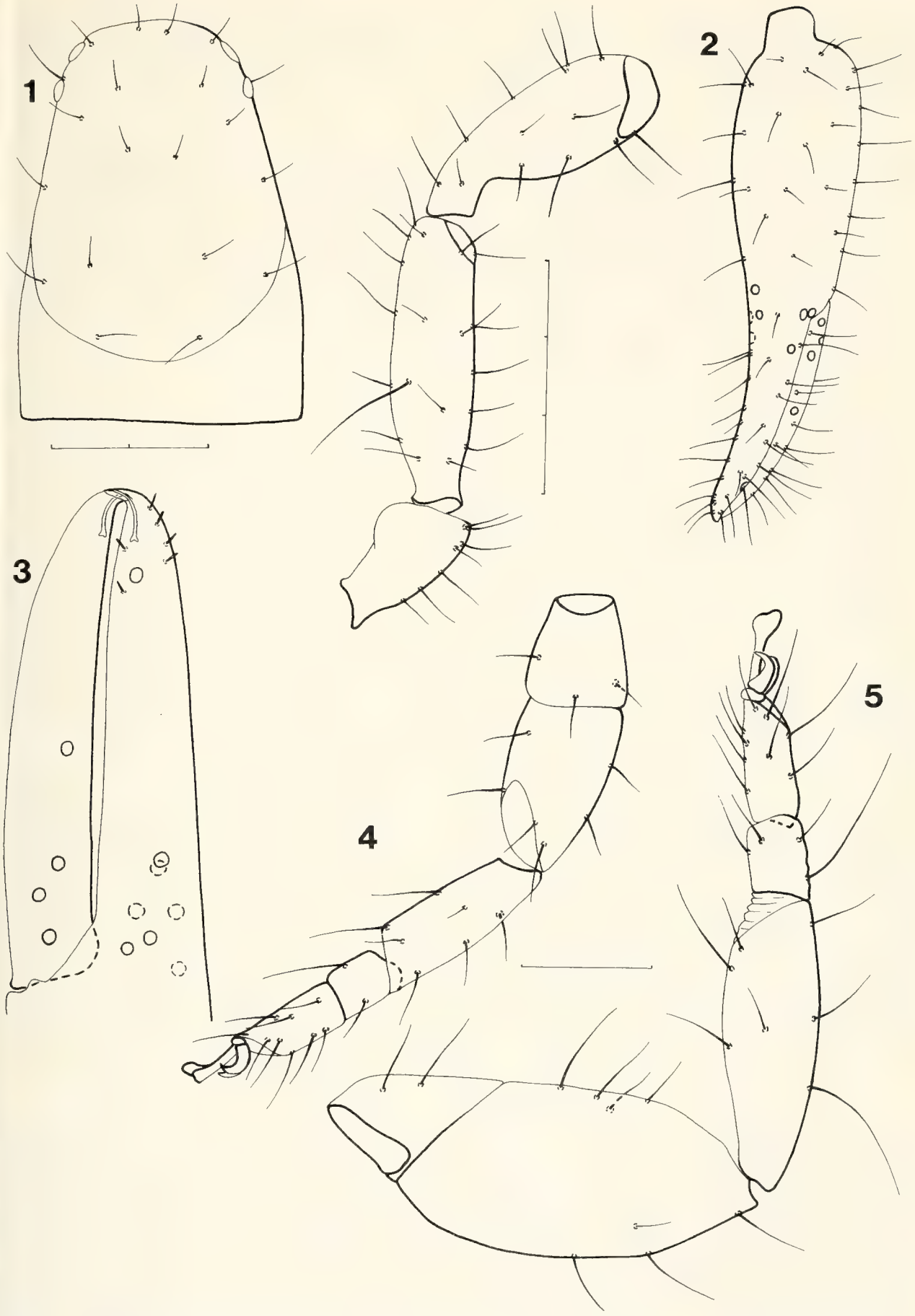


Abb. 1–5. *Garypinus nicolaii* n. sp. – 1. Carapax, – 2. Pedipalpe, – 3. Trichobothrienverteilung, – 4. Laufbein I, – 5. Laufbein IV. – Maßstabeinheit 0,1 mm.

breit und 1,4–1,8× länger als Basitarsus. Laufbein IV: Femur 2,5–2,7×, Tibia 3,0–3,3×, Basitarsus 1,3–1,5×, mit basaler Tastborste, Telotarsus 2,3–2,5× länger als breit und 1,3–1,5× länger als Basitarsus; Arolien geteilt und deutlich länger als die glatten Klauen.

Körpermaße [mm]: Carapax (sklerotisierte Scheibe) 0,49–0,51/0,35–0,36 (Holotypus 0,44/0,33); Pedipalpen: Femur 0,42–0,43/0,12–0,13 (0,36/0,11), Tibia 0,37–0,39/0,15 (0,33/0,13), Hand mit Stiel 0,41–0,43/0,19–0,20 (0,37/0,16), Finger-L. 0,33–0.39 (0,32), Scheren-L. mit Stiel 0,75–0,79 (0,66); Laufbein I: Basifemur 0,08–0,11/0,08–0,09, Telofemur 0,14–0,16/0,08–0,10, Tibia 0,15–0,18/0,05–0,06, Basitarsus 0,04–0,06/0,04–0,05, Telotarsus 0,08–0,09/0,03– 0,04; Laufbein IV: Femur 0,33–0,41/0,13–0,15, Tibia 0,22–0,27/0,07–0,09, Basitarsus 0,07–0,08/0,05–0,06, Telotarus 0,10–0,12/0,04–0,05.

Tritonymphe: Sklerotisierte Scheibe des Carapax 1,25× länger als breit (0,43mm/0,34mm), mit 16 Borsten (4/4/4/2/2), Tergitbeborstung: 4/2/3/4/4/4/5/6/4/8 (4 Tastborsten)/5 (3 Tastborsten), Genitaloperkel mit 2 Borsten, Sternite III/IV mit 4 Borsten, je 1 Suprastigmalborste, folgende Sternite mit meist 6; auf VI–VIII je ein medianes diskales Borstenpaar. Serrula externa der Chelicere mit 14 Lamellen, Galea wie bei Adulti. Pedipalpen: Femur 2,9× (0,32/0,11), Tibia 2,3× (0,29/0,13), Hand mit Stiel 2,1× (0,36/0,17) länger als breit und 1,2× länger als Finger (L. 0,29 mm), Schere mit Stiel 3,7×, ohne Stiel 3,5× (L. mit Stiel 0,62 mm), fester Finger mit 20, beweglicher Finger mit 14 (6 spitzen) Zähnen. Laufbein I: Basifemur 0,9× (0,08/0,09), Telofemur 1,3× (0,12/0,09) länger als breit und 1,5× länger als Basifemur, Tibia 2,2× (0,14/0,06), Basitarsus 1,0× (0,05/0,04), Telotarsus 1,7× (0,07/0,04) länger als breit und 1,5× länger als Basitarsus. Laufbein IV: Femur 3,3× (0,33/0,14), Tibia 2,5× (0,21/0,08), Basitarsus 1,2× (0,06/0,05), Telotarsus 1,9× (0,09/0,05) länger als breit und 1,5× länger als Basitarsus.

Verwandtschaft. Die neue Art gehört wohl in die Verwandtschaft von *dimidiatus* L. Koch und nahestehenden Formen, die auf den Sterniten VI–VIII nur je ein mediales Borstenpaar und keine Borstenfelder im männlichen Geschlecht aufweisen. *G. nicolaii* n. sp. ist in Palpenmaßen und -proportionen *cyrenaicus* Beier aus Nordafrika sehr ähnlich, unterscheidet sich von dieser jedoch durch etwas schlankere Pedipalpen, außerdem durch vollkommen glatten Carapax (bei *cyrenaicus* ist ein undeutlicher Quereindruck beschrieben). Von den zwei Arten der Gattung *Garypinidius* Beier aus Südafrika ist sie durch die Stellung der Trichobothrien *sb/st* und das Fehlen einer Querfurche auf dem Carapax leicht abzutrennen.

2.2. *Serianus sahariensis* n. sp. (Abb. 6–12)

Material: Algerien, 30 km südlich Djanet, unter Borke eines Thalla-Baums am Rande des Erg Admer; leg. A. de Chambrier, 20. XII. 1979: 1 ♂ (Holotypus), 1 ♂ 1 ♀, 1 Trito-, 1 Deutonymphe (Paratypen). Aufbewahrt im Naturhistorischen Museum Genf.

Beschreibung: Carapax schokoladenbraun, ohne Querfurchen, Hinterrand verrundet desklerotisiert, Tergite braun, I–X schmal und deutlich geteilt, XI unvollständig geteilt, Tergit I mit dreieckigen Sklerotisierungen, die vom Seitenrand her mit ihrer Spitze gegen die Mitte reichen. Sternite III–IX breit geteilt, X/XI unvollständig geteilt, Pedipalpen schokoladenbraun, die Gliedenden etwas heller, rötlich. Sklerotisierte Scheibe des Carapax 1,2–1,3× länger als breit, mit 20–21 Borsten (4/6/4/4–5/2); vier große Augen, Vorderaugen fast den Vorderrand berührend, Hinteraugen etwas kleiner und um ca. ihren halben Durchmesser von Vorderaugen

entfernt, Tergit I 6 Borsten, Tergit II 4–6, übrige mit vorwiegend 6 Borsten, Tergit X 8–10 (2 laterale und 2 submediale Tastborsten), Endtergit 9 (4 Tastborsten). Lobus der Pedipalpencoxen mit 2 Rand- und 1 Diskalborste(n), Pedipalpencoxa mit 6–7 Borsten, Coxa I 5–6, II 5–6, II 3–4, IV 4; Genitaloperkel mit 8 Borsten, am Eingang der ♂-Genitalkammer beiderseits je 3 Börstchen, kaudal der Öffnung 5 Spaltorgane; Lateralsäcke des ♂-Genitalorgans lang, am Ende birnenförmig aufgebläht, Medialsack paarig, jeder mächtig entwickelt, plissiert und nach vorne biegend; mediale und laterale Siebplatten des ♀ von ungefähr gleicher Größe, rundlich-oval, mit je ca. 20 Poren; Sternit III 4 Borsten, je 0–1 Stigmenbörstchen, IV 4, je 1–2 Stigmenbörstchen, die Stigmenschläuche dünn, ohne Verdickungen. Folgende Sternite mit je 6 Hinterrandborsten, Sternit X 8–10 (4 Tastborsten), Endsternit 4 (2 submediale Tastborsten), Analkonus mit 2 dorsalen und 2 ventralen Börstchen; Männchen mit einem zentralen großen und runden Sinnesfeld auf den Sterniten VI und VII (mit jeweils ca. 35–40 Sinnesstiften, diese den Stiften der Withiidae vergleichbar), beim Weibchen in der Mitte der Sternite VI und VII jeweils 2 Sinnesstifte, Chelicere mit 5 langen Stammborsten, fester Finger mit 3 großen und 3 kleinen Zähnen, Lamina exterior abwesend, beweglicher Finger mit einfachem, zahnförmigem Subapikallobus, Galea des ♂ kurz stumpfförmig, mit 2 Apikalästchen und einem undeutlichem Ast in Galeamitte, die des ♀ mit kurzer Apikalgabel und einem langen Seitenast am Außenrand; Serrula externa 18–20 Lamellen (die basale segelartig erweitert), Flagellum 4 Borsten (die distale mit einigen Zähnchen); Pedipalpen glatt, Trochanter ohne deutlichen Höcker, Femur kurz gestielt, mit langer Tastborste (ohne vergrößerte Areole) etwas proximal der Mitte (TS = 0,42–0,46), 2,7–3,0× länger als breit, Tibia 2,1–2,2×, Hand mit Stiel 1,8–2,0×, Finger 0,84–0,87× länger als Hand mit Stiel, Schere mit Stiel 3,1–3,5×, ohne Stiel 2,9–3,3×; fester Finger mit 23–26 spitzen und 3–4 flachen basalen Zähnen, beweglicher Finger mit 21–25 Zähnen (distal ein seitlich liegender Zahn, anschließend 11–16 spitze und 8–10 flache, verrundete Zähne); Trichobothrium *et* des festen Fingers allein in der distalen Fingerhälfte, alle übrigen im basalen Drittel gruppiert, *st* des beweglichen Fingers direkt oberhalb von *sb* liegend; Giftkanäle kurz. Laufbein I: Basifemur 0,8–1,0× länger als breit, Telofemur 1,8–1,9× länger als breit und 2,1–2,3× länger als Basifemur und gegen dieses kaum beweglich, Tibia 2,9–3,3, Basitarsus 1,1–1,5×, Telotarsus 1,8–2,2× länger als breit und 1,1–1,8 (!) länger als Basitarsus, Laufbein IV: Femur 2,5–2,7× länger als breit, Tibia 3,1–3,4×, Basitarsus 1,5–1,6×, mit basaler Tastborste (TS = 0,18–0,24), Telotarsus 2,1–2,6× länger als breit und 1,2–1,3× länger als Basitarsus, Arolien deutlich länger als die glatten Klauen, deutlich geteilt.

Körpermaße [mm] (in Klammern die des ♀): Carapax (sklerotisierte Scheibe) 0,78–0,84/0,56–0,58 (0,85/0,65); Pedipalpen: Femur 0,61–0,65/0,22 (0,73/0,27), Tibia 0,55–0,58/0,26 (0,66/0,30), Hand mit Stiel 0,61–0,65/0,32–0,34 (0,74/0,39), Finger-L. 0,54–0,56 (0,63), Scheren-L. mit Stiel 1,07–1,13 (1,29); Laufbein I: Basifemur 0,12–0,13/0,14 (0,15/0,15), Telofemur 0,27–0,28/0,15 (0,32/0,17), Tibia 0,28–0,30/0,09–0,10 (0,34/0,11), Basitarsus 0,10/0,07 (0,08/0,07), Telotarsus 0,11–0,13/0,06 (0,14/0,07); Laufbein IV: Femur 0,63–0,64/0,25 (0,74/0,27), Tibia 0,44–0,46/0,14 (0,51–0,16), Basitarsus 0,13–0,14/0,08–0,09 (0,16/0,10), Telotarsus 0,16–0,18/0,07–0,08 (0,19/0,08).

Tritonymphe: Carapax mit 20 Borsten (4/6/4/4/2), Tergitbeborstung: I–IV je 4 Borsten, V 5, VI–IX 6, X 10 (4 Tastborsten), XI 8 (4 Tastborsten). Lobus der Pedipalpencoxen 2 Rand- und 1 Diskalborste(n), Pedipalpencoxa und Coxa I/II je 5, III

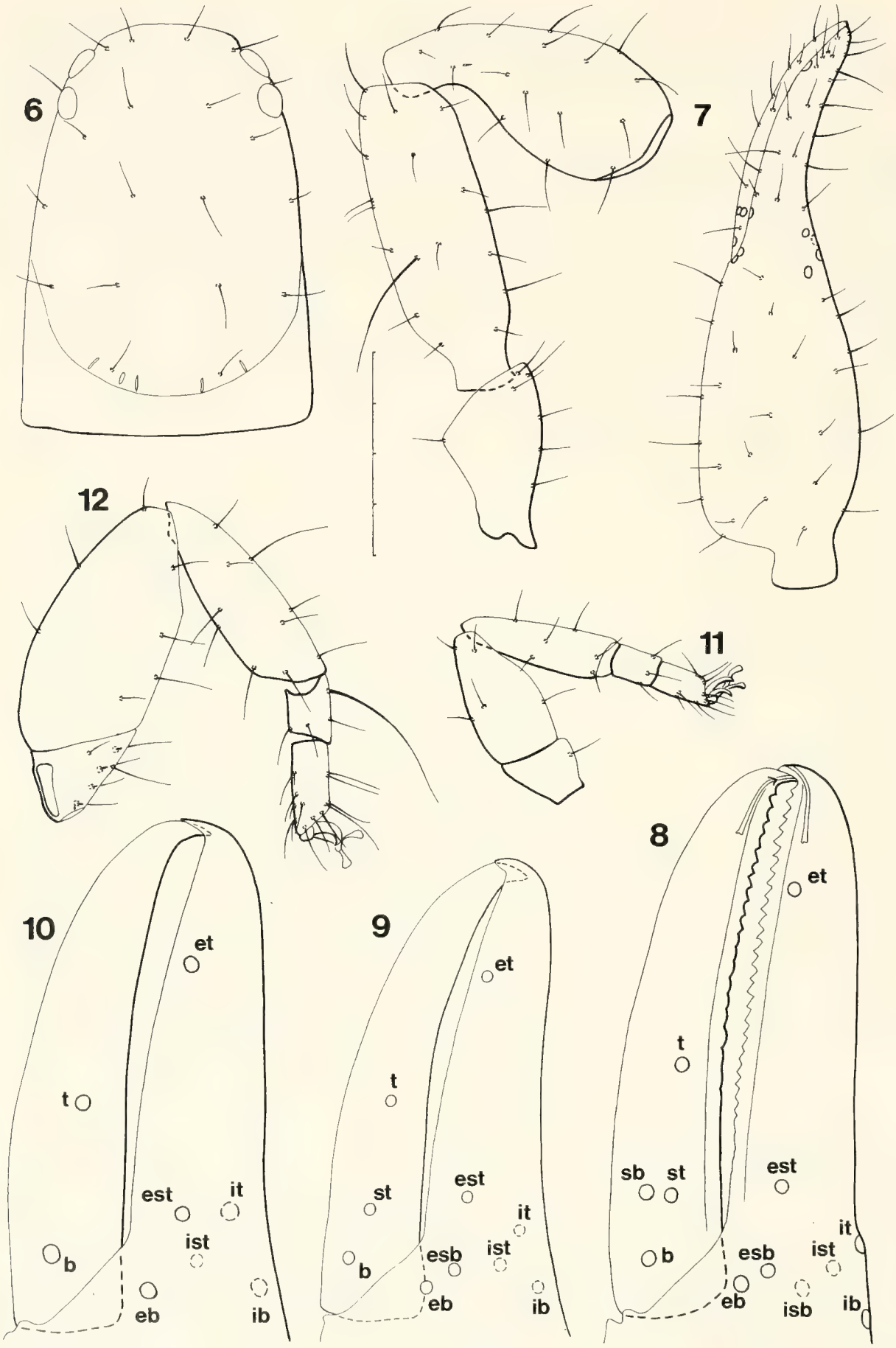


Abb. 6–12. *Serianus sahariensis* n. sp. – 6. Carapax, – 7. Pedipalpe, – 8–10 Trichobothrienverteilung beim Adulttier, der Trito- und Deutonymphe; – 11. Laufbein I, – 12. Laufbein IV. – Maßstabeinheit 0,1 mm.

4, IV 3, Sternit II 2 Borsten, Sternitbeborstung wie bei Adulti. Sternit VI mit Sinnesfeld von 13, VII mit Feld von 14 Sinnesstiften, Chelicere: wie Adulti, Serrula externa 17 Lamellen, Galea wie bei ♀; Pedipalpen: Femur 2,6× länger als breit (0,52 mm/0,20 mm), Tibia 2,1× (0,48/0,23), Hand mit Stiel 2,0× (0,57/0,29), Finger 0,79× länger als Hand mit Stiel (L. 0,45 mm), Schere mit Stiel 3,4× (L. 0,97 mm); fester Finger mit 20 spitzen und 3 flachen Zähnen, beweglicher Finger mit 11 spitzen und 8 flachen Zähnen. Laufbein I: Basifemur 0,98× länger als breit (0,12/0,12), Telofemur 1,7× (0,23/0,14) länger als breit und 1,96× länger als Basifemur, Tibia 2,9× (0,25/0,09), Basitarsus 1,4× (0,09/0,06), Telotarsus 2,0× (0,11/0,05) länger als breit und 1,26× länger als Basitarsus. Laufbein IV: Femur 2,6× (0,58/0,22), Tibia 2,8× (0,38/0,13), Basitarsus 1,4× (0,12/0,09), Telotarsus 2,1× (0,15/0,07) länger als breit und 1,25× länger als Basitarsus.

Deutonymphe: Carapax mit 18 Borsten (4/5/3/4/2), Tergit I 4, II 2 (mediale Borsten), III–IV 4, X und XI 8 (je 4 Tastborsten). Lobus der Pedipalpencoxen 2 Rand- und 1 Diskalborste(n), Pedipalpencoxa 3, Coxa I/II 3, III/IV 1. Sternit II borstenlos, Sternite III/IV je 2, jeweils 0 bzw. 1 Stigmenbörstchen, Sternite V–IX 4, X 8 (4 Tastborsten), XI 4 (2 submediale Tastborsten); auf Sternit VI und VII je 4 zentrale Sinnesbörstchen. Chelicere mit 4 langen Stammborsten, Serrula externa 15 Lamellen; Galea wie bei ♀; Pedipalpen: Femur 2,5× (0,36/0,15), Tibia 2,0× (0,34/0,17), Hand mit Stiel 1,8× (0,40/0,22), Finger 0,84× länger als Hand mit Stiel (L. 0,34 mm), Schere mit Stiel 3,1× (L. 0,69 mm); fester Finger mit 16 spitzen und 3 flachen Zähnen, beweglicher Finger mit 9 spitzen und 8 flachen Zähnen, Laufbein I: Basifemur 1,0× (0,09/0,09), Telofemur 1,6× (0,16/0,10) länger als breit und 1,71× länger als Basifemur, Tibia 2,5× (0,17/0,07), Basitarsus 1,1× (0,06/0,05), Telotarsus 1,8× (0,09/0,05) länger als breit und 1,5× länger als Basitarsus. Laufbein IV: Femur 2,4× (0,42/0,17), Tibia 2,5× (0,27/0,11), Basitarsus 1,3× (0,08/0,07), Telotarsus 1,9× (0,12/0,06) länger als breit und 1,39× länger als Basitarsus.

Verwandtschaft: *Serianus sahariensis* **n. sp.** zeichnet sich im männlichen Gechlecht durch den Besitz von großen Borstenfeldern auf den Sterniten VI und VII aus und teilt dieses Merkmal anscheinend mit keiner anderen in dieser Gattung geführten Art. Wohl weisen zum Beispiel *dolosus* Hoff, *gratus* Hoff und einige andere Arten bis zu 4 oder 5 Borsten pro Sternit auf (außerdem sind bei diesen Arten auch auf Sternit VIII noch Sinnesborsten), von keiner wurden bisher so ausgedehnte Felder beschrieben. In diesem Merkmal ähnelt sie *Garypinus biimpressus* Simon aus Aden, die jedoch nur ca. halb so große Borstenfelder aufweist (nach Beier 1932), sie besitzt überdies einen Y-förmigen Eindruck auf dem Carapax.

3. Bemerkungen zu den Gattungen *Paraserianus* und *Serianus*

3.1. Allgemeines

Beier errichtete 1939 die monotypische Gattung *Paraserianus* (Typusart: *bolivianus* Beier), die sich von *Serianus* Chamb. nur durch die Abwesenheit des Tasthaars *t* und damit durch reduzierte Trichobothrienzahl des beweglichen Palpenfingers unterschied. In der Zwischenzeit sind Unregelmäßigkeiten in der Trichobothrienausbildung in dieser Gattung von Hoff (1950) und Muchmore (1968) gemeldet worden, die meist die Trichobothrienzahl des beweglichen Palpenfingers betreffen. In der Typenserie von *Serianus argentinae* Muchmore (1981) (nom. nov. für *Serianus minutus* Hoff, 1950 nec *Serianus minutus* (Banks, 1908)) besitzt ein Exemplar 4 Tri-

chobothrien auf diesem Finger, bei drei weiteren Tieren sind nur 3, bei einem anderen Tier nur 2 Trichobothrien vorhanden. Bei einem Paratyp von *Serianus carolinensis* Muchmore fehlen die Tasthaare *sb* auf dem beweglichen und *ist/est* auf dem festen Palpenfinger. Bei einem weiteren Paratyp fehlt hingegen das Tasthaar *st*. Eine Nachprüfung der gesamten Typenserie von *Paraserianus bolivianus* drängte sich auf, um die Konstanz der Gattungsmerkmale und damit auch die Validität der Gattung zu kontrollieren.

Die Typenserie (BM 1938. 11. 16. 1 und 2–6) aus Bolivien (Pazna) umfaßt den Holotypus (♀) und 18 Paratypen (2 ♂♂, 6 ♀♀, 8 Tritonymphen, 1 Deuto-, 1 Protonymphe). Die Trichobothrienzahl des festen Palpenfingers variiert bei den Adulti überhaupt nicht, alle 8 Tasthaare sind konstant vorhanden. Auf dem beweglichen Finger dagegen treten meist 3 Trichobothrien auf, ein ♀ besitzt rechts 4, links 3, ein weiteres ♀ weist rechts nur 2 Tasthaare auf (*t* fehlt). Die Tritonymphen besitzen auf dem festen Finger die normale Zahl von sieben, auf dem beweglichen Finger aber nur zwei Tasthaare; die Deutonymphen weisen 6+2, die Protonymphen 3+1 Trichobothrien auf. In Analogie zu den bisher bekannt gewordenen Trichobothriensequenzen scheint bei der Tritonymphe das Tasthaar *st* nicht zur Ausbildung zu gelangen, das beim Adulttier neu auftretende Trichobothrium ist wahrscheinlich *sb*, so daß in dieser Art meist *st* fehlt (und nicht *t*, wie von Beier 1939 irrtümlich erwähnt). Diese festgestellte Variabilität erlaubt nicht mehr, die Gattung *Paraserianus* als eigenständiges Taxon aufrecht zu erhalten. Die Typusart weist, wie nachstehend charakterisiert, alle Merkmale der Gattung *Serianus* auf, *Paraserianus* Beier wird daher als jüngeres subjektives Synonym der Gattung *Serianus* Chamberlin angesehen.

3.2. Kurzbeschreibung von *Paraserianus bolivianus* Beier (Abb. 13–18)

Carapax mit 17–20 Borsten (3–4/4/4–6/4/1–2); Tergite I, IV–IX mit 6 Borsten, II/III mit je 4; Sternite mit meist 6 Borsten, VI–VIII in beiden Geschlechtern mit je einem medialen diskalen Borstenpaar, das in stark vergrößerten Areolen inseriert. Galea mit 5 langen Stammborsten, beweglicher Finger mit kegelförmigem Subapikallobus, Lamina externa fehlt, Serrula externa 17–18 Lamellen, Galea mit deutlicher Apikalgabel und einem langen Seitenast etwas distal der Mitte, beim Weibchen etwas länger als beim Männchen. Pedipalpen (1 ♂, 1 ♀): Femur 3,0–3,1× (0,51–0,54 mm/0,16–0,18 mm), mit langer dorsaler Tastborste etwas proximal der Mitte (TS = 0,40–0,45), Areole kaum vergrößert, Tibia 2,4–2,5× (0,48–0,50/0,19–0,21), Hand mit Stiel 2,0× (0,52–0,55/0,25–0,28) länger als breit und 1,2–1,3× länger als Finger, Schere mit Stiel 3,4–3,6×, ohne Stiel 3,1–3,3×; fester Finger mit 24 Zähnen (4 basale breit und flach), beweglicher Finger mit 23 Zähnen (8 basale breit und flach); Trichobothrienverteilung siehe Abb. 13–15. Laufbein I (1 ♀): Basifemur 1,1× (0,13/0,11), Telofemur 1,7× (0,20/0,12) länger als breit und 1,5× länger als Basifemur, Tibia 3,0× (0,24/0,08) Basitarsus 1,4× (0,08/0,06), Telotarsus 1,9× (0,10/0,05) länger als breit und 1,2× länger als Basitarsus.

3.3. Beziehungen zwischen *Garypinus* und *Serianus*

Die Unterschiede zwischen beiden Gattungen sind anscheinend gering. Chamberlin (1930) trennte die Gattung *Serianus* von *Garypinus* nicht nur in voller

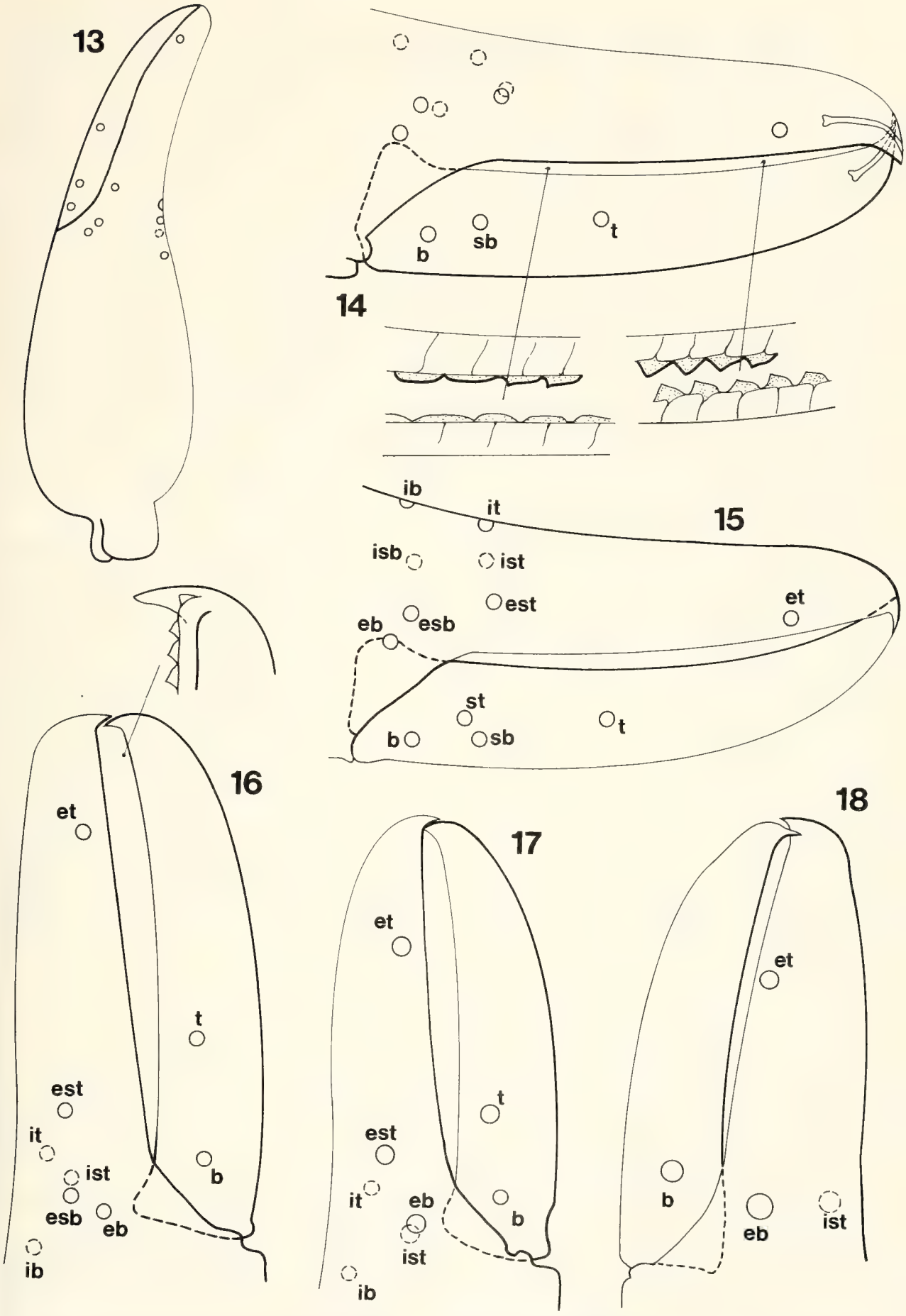


Abb. 13–18. *Serianus bolivianus* (Beier). – 13. Pedipalpenschere des ♀-Holotypus (Trichobothrienverteilung), – 14–15. Trichobothrienverteilung bei zwei Adulttieren mit unvollständiger (14) und vollständiger (15) Trichobothrienzahl; – 16–18. Trichobothrienverteilung bei Trito-, Deuto- und Protonymphe.

Unkenntnis der Typusart *dimidiatus* ab, sondern basierte seine Definition von *Garypinus* auf eine deutlich andere Art, die bereits von Beier (1931) in die Gattung *Pseudogarypinus* Beier gestellt wurde. Von Beier (1932) wurde als einziger Unterschied zwischen beiden Gattungen die Stellung des Tasthaars *ib* zurückbehalten: Eng an die basale Trichobothriengruppe angeschlossen (*Garypinus*) oder getrennt von ihr (*Serianus*). Die Variabilität dieses Merkmals ist jedoch unbekannt, die einwandfreie Zuordnung eines Exemplars zur einen oder anderen Gattung scheint mir nur subjektiv möglich. Gemeinsam ist beiden Gattungen das Auftreten von Sinnesborsten auf manchen Abdominalsterniten: Ein Borstenpaar auf den Sterniten VI–VIII bei *dimidiatus,* ein Borstenfeld von 3–5 Borsten auf den Sterniten VI–VII (beim Männchen) bei *serianus,* und wahrscheinlich auch die Form des Carapax und der Galea.

Ein Unterschied scheint jedoch in der Trichobothrienstellung auf dem beweglichen Palpenfinger zu bestehen, leider ist diese bei *Serianus* nur andeutungsweise beschrieben. Bei den meisten Arten, die derzeit in die Gattung *Garpinus* gestellt werden, steht das Trichobothrium *st* deutlich distal von *sb,* die drei basalen Tasthaare sind ungefähr equidistant voneinander getrennt. Bei dem überwiegenden Teil der Arten von *Serianus* im gegenwärtigen Sinn ist *st* stark an *sb* genähert und steht direkt über ihm, *b* ist deutlich weiter davon entfernt.

Gerade dieses Merkmal hat in letzter Zeit in der Systematik der Olpiidae große Bedeutung erlangt, zahlreiche Gattungen wurden und werden damit definiert. Vorläufig (und ohne die Gattung *Serianus* damit neu definieren zu wollen) ziehe ich die Stellung der Tasthaare *sb/st* heran, um beide Gattungen trennen und die zwei hier neu beschriebenen Arten nach einem objektiven Kriterium in die jeweilige Gruppe einordnen zu können. Demzufolge müßte auch *Serianus salomonensis* Beier als zu *Garypinus* gehörig betrachtet werden, was auch tiergeographisch ein einheitlicheres Bild erbrächte. Die *Garypinus*-Arten würden damit eine vorwiegend paläarktische Verbreitung mit einigen orientalischen Elementen aufweisen, wobei die Gattung hier erstmals aus (dem südlichen) Afrika gemeldet wird. Die Arten der Gattung *Serianus* wären vorwiegend Vertreter der neotropischen Fauna, die jedoch in das südliche Nordamerika ausstrahlt – und überraschenderweise mit einer Art in Nordafrika. Die genaue Abgrenzung bleibt jedoch einer modernen und dringend notwendigen Neubeschreibung der Typusart *serianus* vorbehalten.

4. Literatur

Beier, M. (1931): Neue Pseudoscorpione der U. O. Neobisiinea. – Mitt. zool. Mus. Berlin **17** (2): 299–318; Berlin.

– (1932): Pseudoscorpionidea I. Subord. Chthoniinea et Neobisiinea. – Tierreich **57**: I–XX, 1–258; Berlin & Leipzig.

– (1939): The Pseudoscorpionidea collected by the Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca. – Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 11) **3**: 288–290; London.

Chamberlin, J. C. (1930): A synoptic classification of the false scorpions or chela-spinners, with a report on a cosmopolitan collection of the same. – Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 10) **5**: 1–48, 585–620; London.

Muchmore, W. B. (1968): A new species of the pseudoscorpion genus *Serianus* (Arachnida, Chelonethida, Olpiidae) from North Carolina. – Ent. News **79** (6): 145–150; Philadelphia.

– (1981): The identity of *Olpium minutum* Banks (Pseudoscorpionida, Olpiidae). – J. Arachnol. **9** (3): 337–338; Lubbock.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Volker Mahnert, Muséum d'Histoire naturelle, Case postale 434, CH-1211 Genf 6, Schweiz.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 421	38 S.	Stuttgart, 15. 11. 1988

Die Arten der Gattung *Satureja* L. (Labiatae) in Äthiopien

The Genus *Satureja* L. (Labiatae) in Ethiopia

Von Siegmund Seybold, Stuttgart

SMITHSONIAN
JAN 1 1989
LIBRARIES

Mit 20 Abbildungen

Summary

After the examination of numerous herbarium samples the number of species of the genus *Satureja* s. l. in Ethiopia is reduced from 12 to 8, with two additional subspecies. One species – *S. kilimandschari* – is new for Ethiopia. A key for all species and subspecies is given. Fig. 20 shows the distribution of the endemic species *S. paradoxa.*

Zusammenfassung

Nach Durchsicht zahlreicher Herbarbelege reduziert sich die Zahl der Arten der Gattung *Satureja* s. l. in Äthiopien von 12 auf 8 mit 2 zusätzlichen Unterarten. Eine Art – *S. kilimandschari* – ist neu für das Gebiet. Ein Bestimmungsschlüssel verdeutlicht die Abgrenzung der Sippen. Abb. 20 zeigt die Verbreitung der endemischen *S. paradoxa.*

Inhalt

1. Einleitung . . . 2
2. Ergebnisse . . . 2
3. Bestimmungsschlüssel . . . 3
4. Die Arten der Gattung *Satureja* L. . . . 3
   4.1. *Satureja simensis* (Bentham) Briquet . . . 3
   4.2. *Satureja pseudosimensis* Brenan . . . 7
   4.3. *Satureja kilimandschari* (Gürke) Hedberg . . . 10
   4.4. *Satureja paradoxa* (Vatke) Engler ex Seybold **comb. nov.** . . . 13
   4.5. *Satureja abyssinica* (Bentham) Briquet . . . 15
      4.5.1. *Satureja abyssinica* (Bentham) Briquet subsp. *condensata* (Hedberg) Seybold **comb. nov.** . . . 18
   4.6. *Satureja imbricata* (Forsskål) Briquet . . . 21
   4.7. *Satureja punctata* (Bentham) Briquet . . . 24
      4.7.1. *Satureja punctata* (Bentham) Briquet subsp. *ovata* (Bentham) Seybold **comb. nov.** . . . 31
   4.8. *Satureja unguentaria* (Schweinfurth) Cufodontis . . . 35
5. Sonstige Arten . . . 37
6. Literatur . . . 37

1. Einleitung

Im Sommer 1981 faßte ich den Beschluß, im Rahmen des von Uppsala betreuten Projektes einer Äthiopischen Flora mitzuarbeiten und die Revision einer kleineren Gattung der Labiaten durchzuführen. Die Wahl fiel dabei auf *Satureja* im weiteren Sinne, also einschließlich der Gattungen *Acinos* Miller, *Calamintha* Miller, *Clinopodium* L. und *Micromeria* Bentham. Es sollte hauptsächlich festgestellt werden, wieviele Arten dieser Komplex in Äthiopien umfaßt und wie sie gegeneinander abgegrenzt werden können. Eine Aufteilung auf diese Gattungen ist das Problem einer Gesamtmonographie und soll hier außer Betracht bleiben. Dafür ist es am zweckmäßigsten, mit Greuter & Raus (1984) und in Anlehnung an Briquet (1896) alle Sippen unter dem Gattungsnamen *Satureja* L. zu behandeln.

Die Menge der zu behandelnden Sippen war durch die Enumeratio von Cufodontis (1962a) vorgegeben. Nach Durchsicht von etwa 750 Herbarbelegen konnte eine Übersicht über die Abgrenzbarkeit und die Variationsbreite der Sippen gewonnen werden.

Für die Einsicht in dieses wichtige Material danke ich den Direktoren und Kuratoren folgender Sammlungen ganz herzlich (Abkürzungen nach dem Index Herbariorum):
Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem (*B*); British Museum (Natural History), London (*BM*); Botanical Museum and Herbarium, Copenhagen (*C*); Royal Botanic Garden, Edinburgh (*E*); Herbarium Universitatis Florentinae und Erbario Tropicale di Firenze (*FI* und *FT*, hier stets als *FI* zitiert); Botanical Museum, Göteborg (*GB*); Botanical Museum, Helsinki (*H*); Royal Botanic Gardens, Kew (*K*); Botanical Museum, Lund (*LD*); Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, Paris (*P*); Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm (*S*); The Herbarium, University of Uppsala (*UPS*); Herbarium Wadense, Wageningen (*WAG*). Eine gute Ausgangsbasis bildete auch das Material des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (*STU*).

Herzlich danken möchte ich besonders Herrn Dr. O. Sebald (Stuttgart), der die Anregung zu dieser Arbeit gab und mir in zahlreichen Gesprächen bei den anstehenden Problemen weiterhalf. Für die Anfertigung der Fotos danke ich Herrn H. Lumpe (Stuttgart). Auch I. C. Hedge (Edinburgh) bis ich sehr zu Dank verpflichtet. Durch ihn erhielt ich kurz vor Abschluß meiner Arbeit noch Einblick in die unveröffentlichte Monographie der Gattung *Satureja* von A. Doroszenko (1986). Ihr verdanke ich noch einige letzte Anregungen.

2. Ergebnisse

Die Herbardurchsicht führte zu einer starken Reduzierung der Zahl der Arten. Cufodontis (1962a) führte in seiner Enumeratio 12 Arten und 4 zusätzliche Varietäten an. Davon blieben nur 8 Arten und 2 Unterarten bestehen, dabei war sogar eine Art – *Satureja kilimandschari* – neu hinzugekommen. Trotzdem hatte ich von Anfang an, ausgehend vom Bestimmungsschlüssel bei Walther & Walther (1957), versucht, möglichst viele Sippen aufrechtzuerhalten. Ich sah mich jedoch gezwungen, mehr und mehr zusammenzufassen. Die frühere Situation, daß wegen dieser Schweirigkeiten zu viele Belege ohne eindeutige Artbestimmung blieben, konnte nicht unverändert fortbestehen bleiben. Der hier angebotene Bestimmungsschlüssel, aufbauend auf demjenigen bei Hedberg (1957), ist hoffentlich praktikabler. Es mag sein, daß spätere Bearbeiter noch stärker zusammenfassen werden. Doch sollte zuvor in den Populationen im Gelände die Unterscheidbarkeit überprüft werden, am besten bei flächendeckenden Kartierungen.

Die Bearbeitung der Gattung *Satureja* in Äthiopien begann im wesentlichen mit Bentham (1834). Er unterschied zunächst 4 Arten. In seiner Bearbeitung (Bentham 1848) im Prodromus von de Candolle kamen noch weitere hinzu. Doch war diese

Aufteilung nach heutiger Sicht schon zu eng. BENTHAM gab zwar überall seine eigenen Zweifel („an var.?") an, doch wurden diese Fragen nie beantwortet, sondern höchstens weggelassen. Nur BALFOUR (1888) und BAKER (1900) versuchten Sippen zusammenzufassen, doch schossen sie über das Ziel hinaus. Die hier angebotene Revision ist ein Kompromiß, dessen Haltbarkeit sich nur in der praktischen Erprobung zeigen kann.

3. Bestimmungsschlüssel

1 Blätter ganzrandig, höchstens am Rand etwas wellig 2
– Blätter gekerbt, zumindest die unteren 5
2 Blätter linealisch, dicht anliegend weißfilzig behaart . . . . . ***S. unguentaria***
– Blätter eiförmig oder oval, seltener linealisch, kahl oder höchstens mit abstehenden, winzigen Haaren besetzt 3
3 Blätter eiförmig, unterseits dicht abstehend behaart, 5–10 mm lang und 2-3 mm breit, am Rand oft umgerollt . . . . . ***S. punctata*** subsp. ***ovata***
– Blätter fast kahl, höchstens unterseits auf der Mittelrippe etwas behaart oder insgesamt mit winzigen Haaren besetzt 4
4 Die unteren 2 Kelchzähne deutlich länger als die oberen 3 und diese oft überragend, Cymen 1–2blütig . . . . . ***S. imbricata***
– Kelchzähne fast gleich lang, Cymen meist mit mehr als 2 Blüten . . . . . ***S. punctata*** subsp. ***punctata***
5 Kelch gleichmäßig röhrig 6
– Kelch an der Basis etwas ausgebaucht, meist gebogen 8
6 Blütenstand kopfig verdichtet, Blätter fast kreisrund, gekerbt . . . . . ***S. paradoxa***
– Blütenstand locker oder dicht, dann mit mehreren getrennten Blütenquirlen 7
7 Blüten alle gestielt, Blütenstand locker . . . . . ***S. abyssinica***
– Blüten in dichten Quirlen . . . . . ***S. abyssinica*** subsp. ***condensata***
8 Obere Kelchzähne dreieckig, nicht pfriemlich, deutlich kürzer als die unteren, Blätter gestielt 9
– Alle Kelchzähne pfriemlich, Kelch 5–6 mm lang, oberseits oft violett, Blätter sitzend oder sehr kurz gestielt . . . . . ***S. pseudosimensis***
9 Blätter herzförmig, Blattrand umgerollt, Quirle wenigblütig, Kelchnerven undeutlich . . . . . ***S. kilimandschari***
– Blätter am Grund oft keilig, Blattrand flach, Quirle meist reichblütig, Kelchnerven deutlich . . . . . ***S. simensis.***

4. Die Arten der Gattung *Satureja* L.

4.1. *Satureja simensis* (Bentham) Briquet

BRIQUET in ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. IV (3a): 303, 1896.
Basionym: *Calamintha simensis* Bentham in DC., Prodromus 12: 230, 1848.
Synonyme: *Clinopodium simense* (Benth.) O. Kuntze, Rev. gen. pl. 2: 516, 1891;
Calamintha cryptantha Vatke, Linnaea 37: 328, 1872;
Clinopodium cryptanthum (Vatke) O. Kuntze, Rev. gen. pl. 2: 515, 1891;
Calamintha cryptantha var. *filiformis* Chiovenda, Ann. Bot. 9: 127, 1911;
Calamintha parvula S. Moore, J. Linn. Soc., Bot. 38: 276, 1908.
Typus: SCHIMPER 999 (M. Bachit in Semien, 21. 5. 1838; K (holo), iso: S, UPS, STU), **Abb. 1.**

Volksnamen: Nach CUFODONTIS (1962a): sassag-wucharia, ssassag-wukharia (tigrinia)

Beschreibung: subsp. *simensis.*

Pflanze kleinstrauchig, 5–40 cm hoch, mit ausläuferähnlichen Trieben, aufsteigend bis aufrecht, mit Seitentrieben ähnlich *Thymus pulegioides,* Stengel oberwärts abste-

Abb. 1. *S. simensis* (Benth.) Briquet; Typus der *Calamintha simensis* Bentham, SCHIMPER 999, 1838, K. – Mit einer Zeichnung von J. P. M. BRENAN.

hend behaart, besonders auf den Kanten, Internodien verhältnismäßig lang; Blätter eiförmig, zugespitzt, am Grund oft keilig verschmälert, mit (2)–3–10 mm langem Stiel, Blattspreite auf jeder Seite mit 4–6 Zähnen, 4–13 mm lang und 3–10 mm breit; Blüten blattachselständig, zu 1–8–10 pro Achsel, bis etwa 4 mm lang gestielt, von den Brakteen überragt, Brakteolen kurz, pfriemlich, Quirle am Stengelende genähert; Kelch grün, bauchig gebogen, bei den kleinblütigen Formen 2,5–3–4–5 mm lang, bei den großblütigen 5–6 mm lang, Kelchzähne 1–2 mm lang, ungleich, obere dreieckig, breit, untere pfriemlich, borstig behaart, alle Zähne aufwärts gebogen; Blütenkrone (4)–5–8 mm lang, bei großblütigen Formen auch 9–11 mm lang, weiß bis lila oder rosa, Oberlippe zweiteilig, Unterlippe mit dreiteiligem Mittellappen und zwei Seitenlappen; Staubblätter 2, dazu 2 Staminodien, Nüßchen ellipsoidisch-zweikantig, glatt, ca. 1 mm lang.

Ökologie: Auf feuchtem Grasland, in schattigem Gebüsch, auch in Schluchtwäldern, (vergleiche Friis et alii 1982), von 2600 bis 4100 m.

Blütezeit: Blühende Belege aus allen Monaten außer Juni, Juli und Dezember gesehen.

Verbreitung: Äthiopien, Uganda, Zaire (nach Brenan 1954).

Fundorte

Tigray Upland: Erareta Mtn., Distr. Urahut, Schimper 722 K! E!

Gonder: Oued Jerad, Quartin-Dillon & Petit s. n. K!; ad rupes regionis mediae montis Bachit, Schimper 999, 21. 5. 1838, K! UPS! S! WAG! STU!; Berg Boahit bei Demerki, 10500', Schimper 2419, 24. 10. 1850 S!; Schluchtwald am Nordabfall des Buahit, 3200 m, Sebald 1141 STU!; Tällak-Tal W Sabra, Sebald 1290 STU!; am SE-Vorgipfel des Kiddis Ared, Sebald 1243 STU!; Semien Mts. Nat. Park, tussen saha en Dirne, Verfaillie 273 WAG!; Crinale del versante della valle di Beleghès ad W di Ambaràs, Pichi-Sermolli 2678 FI!; between Geech and Sankober, Hedberg & Getachwe Aweke 5497 UPS! K!; Debra Tabor, Schimper 1144 K! E!; Debarek, Chiovenda 907 FI! 965 FI!

Wello Upland: 12 km NNE Lalibela, Sebald 2052 STU!; Aischätn Amba 5 km SE Lalibela, Sebald 2088 STU!; Dessie, da Bologna 115 FI!

Gojjam: Injibara-Guba, ca. 19 km on the new road from Injibara, Thulin & Hunde 4062 UPS! K!; Choké Mts., Mt. Talo, near northern peak, Arat Makereke, Flenley & Evans 497 K!; Choke, Schimper 721, 1853 K!; Choké Mts., upper Ghiedeb valley, Evans 421 FI!

Wellega: Conto mountain, 5 km NE Lekemti, W. J. J. O. de Wilde 6778 WAG! K!

Shoa Upland: Selale Awraja, 15 km N of Fitche, Mesfin Tadesse & Kagnew 1541 K!; Debra Berhan in direction of Mussolini Pass, W. J. J. O. de Wilde 9798 WAG! K!; Ankobar escarpment, 36 km SE Debre Berhan on road to Addis Ababa, Ash 3750 K!; 2 km E of Ghedo, Gilbert & Thulin 930 UPS! WAG! K!; Mt. Entotto, 8 km N of Addis Ababa, W. J. J. O. de Wilde 8219 WAG! K!; Blue Nile Road, 5 km NW Addis Ababa, W. J. J. O. de Wilde 7451 WAG! 5975 WAG!; Addis Abeba, sopra la Legazione Italiana, Buscalioni 1806 FI!; Addis Abeba, Entotto, Buscalioni 690 FI!; Let-Marefià, Ragazzi S 068/S 780, 8. 9. 1886 FI!; Mt. Uociacia, 15 km W of Addis Ababa, W. J. J. O. de Wilde 8477 A, WAG!; Mt. Wachacha SW of Addis Ababa, Managasha Forest, Gilbert 471 K! Mooney 4829 K! Friis et al. 1220 K!; Munessa Forest 20 km E Lake Langano, Lundgren 79, 17. 2. 1969, S!

Arssi: Asella, Mt. Cilalo, W. J. J. O. de Wilde 6546 WAG! Scott s. n. 11. 1926 K!; W slope of Mt. Boruluccu, 25 km SE of Asella, W. J. J. O. de Wilde 8080 WAG!; E slope of Mt. Boruluccu, 40 km SE of Asella, W. J. J. O. de Wilde 9182 WAG!

Bale Upland: Below Rira, 20 miles SW Goba, Mooney 7199 K!

Harerghe Upland: 83 km from Asbe Tafari, road to K'obbo, Westphal 1351 WAG!; Gara Mullata Mtn., Burger 1912 K!, Gillett 5360 K! 5361 K! Imp. Eth. Coll. Agr. Med. Arts H–19 K! H–57 K!; South face of Gara Mullata Mts., J. J. F. E. de Wilde 4738 WAG! B!

Keffa: 38 km from Jimma at the Sheki-Gojeb-River road, Friis et al. 1620 K! WAG!

Sidamo: Arbagona Eriksson 206 S!; Agre Selam mot Arbagona, Eriksson 597 S! 603 S!

Abb. 2. *S. pseudosimensis* Brenan; Holotypus, I. R. Dale 2157, K.

4.2. *Satureja pseudosimensis* Brenan

BRENAN, Mem. New York Bot. Gard. 9: 50, 1954.

Synonyme: *Calamintha simensis* Bentham var. *obtusifolia* Avetta, Ann. Ist. Bot. Roma 6: 61, 1897;
Satureja pseudosimensis Brenan var. *micrantha* Cufodontis, Senckenberg. Biol. 43:285, 1962.

Typus: I. R. DALE 2157 (Kenya, Kinangop in W-Aberdare, 1929, K), **Abb. 2.**

Beschreibung: Pflanze kleinstrauchig, 10–20–35 cm hoch, am Grunde verzweigt, mit bogig aufsteigenden Ästen, Stengel besonders auf den Kanten behaart, Internodien höchstens doppelt so lang wie die Blätter; Blätter sitzend oder sehr kurz gestielt, rundlich bis breit eiförmig, behaart, mit etwa 4–5 Zähnen auf jeder Seite, Blattspreite 5–10 mm lang und 4–9 mm breit; Blüten zu wenigen blattachselständig, untere Quirle getrennt, obere zusammenfließend, Blüten zu 1–8 in einer Achsel; Kelche leicht gebogen, bauchig, oft purpurn überlaufen, auf verschieden langen Stielen sitzend, 5–6 mm lang, Kelchzähne alle pfriemlich, ungleich lang, doch auf gleicher Länge endend, Kelche leicht abbrechend; Blütenkrone 6–9 mm lang, rotviolett, etwa so lang wie die Brakteen, Oberlippe zweispaltig, Unterlippe mit zweispaltigem Mittellappen und 2 Seitenlappen; Staubblätter 4, bei kleinblütigen Formen sind jedoch 2 davon zu Staminodien reduziert; Nüßchen ellipsoidisch-dreikantig, glatt hellbraun, ca. 1 mm lang.

Ökologie: Auf Grasland, (vergleiche FRIIS et alii 1982), an felsigen Hängen, auch in lichten *Podocarpus*-Wäldern, von 2500 bis 4200 m.

Blütezeit: Blühende Belege aus allen Monaten gesehen.

Verbreitung: Tropisches Afrika.

Fundorte

Tigray Upland: Distr. Urahut, SCHIMPER 721, 1862 K! E! GB!

Gonder: Simien, Sankober, HEDBERG & GETACHWE AWEKE 5499 UPS! K!; between Sankabar and Addis Gey, HEINONEN 1138 H!; beim Lagerplatz Kurbät Mätaya zwischen Amba Ras und Buahit, SEBALD 1042 STU!; Bachit, SCHIMPER 999 p. p. K! S! UPS!; Semien Mts. Nat. Park, in valleitja van zijbeek van Jinbar, VERFAILLIE 173 WAG!; Simien, Geech, HEDBERG & GETACHWE AWEKE 5355 UPS! K!, J. J. F. E. DE WILDE & GILBERT 52 WAG! UPS!; versante SE Monte Ualtà, PICHI-SERMOLLI 2679 FI!; presso Debarek, CHIOVENDA 3015 FI!; 27 km N of Gondar, along road to Axum, J. J. F. E. DE WILDE 7155 WAG! LD!

Gojjam: Choké Mts., near Tchanoga gorge, EVANS & FLENLEY 369 K!; Choké Mts, upper Ghiedeb valley, FLENLEY & LEAKEY 194A; K!

Shoa Upland: Debre Sina, Mussolini-Paß, ROBERTSON 1266 K! SENNI 950 FI!; Toro Mandini sopra Debra Sina, SENNI 950 FI!; Wuti, Debra Berhan Distr., MOONEY 6463 K!; Mt. Entotto, 5 km NW Addis Ababa, PIOVANO 211 FI!, RAGAZZI 5068/S780, 2. 10. 1886 FI!, SANFORD E-1S, FI!, SENNI 2015 FI!, W. J. J. O. DE WILDE 8160 WAG! K!; between Addis Ababa and Addis Allem, AMER-COOPER 19. 9. 1926 K!; Gafessa Reservoir, 15 km W of Addis Abeba, GILBERT 1644 K!; Mt. Wochecha, MOONEY 6367 K!, W. J. J. O. DE WILDE 8477 B, WAG!; Addis Abeba, SENNI 1548 FI!; Mt. Fure S Addis Ababa, ASH 2652 K!; Guraghe, Jetabon, NW of Adamitullo, SMEDS 473 H! 475 H! 476 H!

Arssi: Mt. Cilalo E of Aselle, SMEDS 554 H!, W. J. J. O. DE WILDE 8030 WAG!; Galama, SE of Aselle, SMEDS 686 H! 737 H!; Galama Mts., 3 km E of Boraluco, HEDBERG 4218 UPS! K!; Mt. Boruluccu, along road to Ticcio, W. J. J. O. DE WILDE 9026 WAG! K! B! H!; W slope of Mt. Boroluccu, W. J. J. O. DE WILDE 8069 WAG!; Asella-Bekoji, 19 km from Asella, WESTPHAL 1601 WAG!; Mt. Kaka, HEDBERG & MESFIN TADESSE 7098 UPS!

Bale Upland: Hagenna, SMEDS 1287 K! 1338A, K!; Stella Waghe Mt., near Gurie, MOONEY 7121 K!; 6 km W Curie or Dinchu, ASH 1686 STU!; Bale Mts. Nat. Park, Mt. Batu, HEDBERG 5598 UPS! K!; Bale Mts. Nat. Park, Headquarter, HEDBERG 5517 UPS! K!; ca. 20 miles S of Goba, near new road to Maslo, foot of Mt. Tolu Deemtu, ASH 3551 K!

Abb. 3. *S. simensis* (Benth.) Briquet; Syntypus der *Calamintha cryptantha* Vatke, SCHIMPER 1144, 1963–8, E.

Keffa: Maji, Entoto plateau, SMEDS 1563 H! 1561 H!
Gamo Gofa: Gamu Highlands, Mt. Tola, MULVANY 25 K!
Sidamo: Mt. Damota near Soddu, SCOTT 96 K!; 10 km S of Agere Selam, along the road to Kebre Mengist, J. J. F. E. DE WILDE 6728 WAG!; Hagere Selam, 30 km SE of Wondo, W. J. J. O. DE WILDE 8361 WAG! K!; Afrera: Irba Moda, VÀTOVA 758 FI!; 22 km N of Kebre Mengist on the road to Agere Selam, FRIIS et al. 1065 K!; Bubbi, MOONEY 10007 WAG!; E slopes of MT. Delo, GILLETT 14924 K!
Abyssinia: Doko valley, MULVANY 129 K!; sine loco speciali: SCHIMPER 107, 1853 K!

Bemerkungen

Satureja simensis und *S. pseudosimensis* sind zweifellos nahe miteinander verwandt. Der Kelch zeigt zwar die besten Unterscheidungsmerkmale, doch findet man immer wieder Stücke, die nicht leicht anzusprechen sind. Auch BRENAN (1954) war dies aufgefallen. Er bezeichnet *S. simensis* als vielgestaltig und erwähnt besonders den Beleg GILLETT 5360 vom Berg Gara Mullata. Alles Material, das ich aus diesem Gebiet sah, ist in sich recht einheitlich. Die Kelche halten die Mitte zwischen typischer *S. simensis* und *S. pseudosimensis.* Nach Wertung aller verfügbaren Merkmale spricht aber mehr für eine Zugehörigkeit zu *S. simensis* als zu *S. pseudosimensis.* Ich habe die Belege daher zu *S. simensis* gerechnet.

Man ist nach einer solchen Entscheidung versucht, beide Arten als Unterarten einer Art zusammenzufassen. Doch habe ich aus zwei Gründen wieder davon Abstand genommen. Die Trennung der Sippen ist in Äthiopien nur an wenigen Orten schwierig; hier könnten Introgressionen vorgekommen sein. Im größten Teil der Verbreitungsgebiete kommt aber nur eine Art – meist *S. pseudosimensis* – vor.

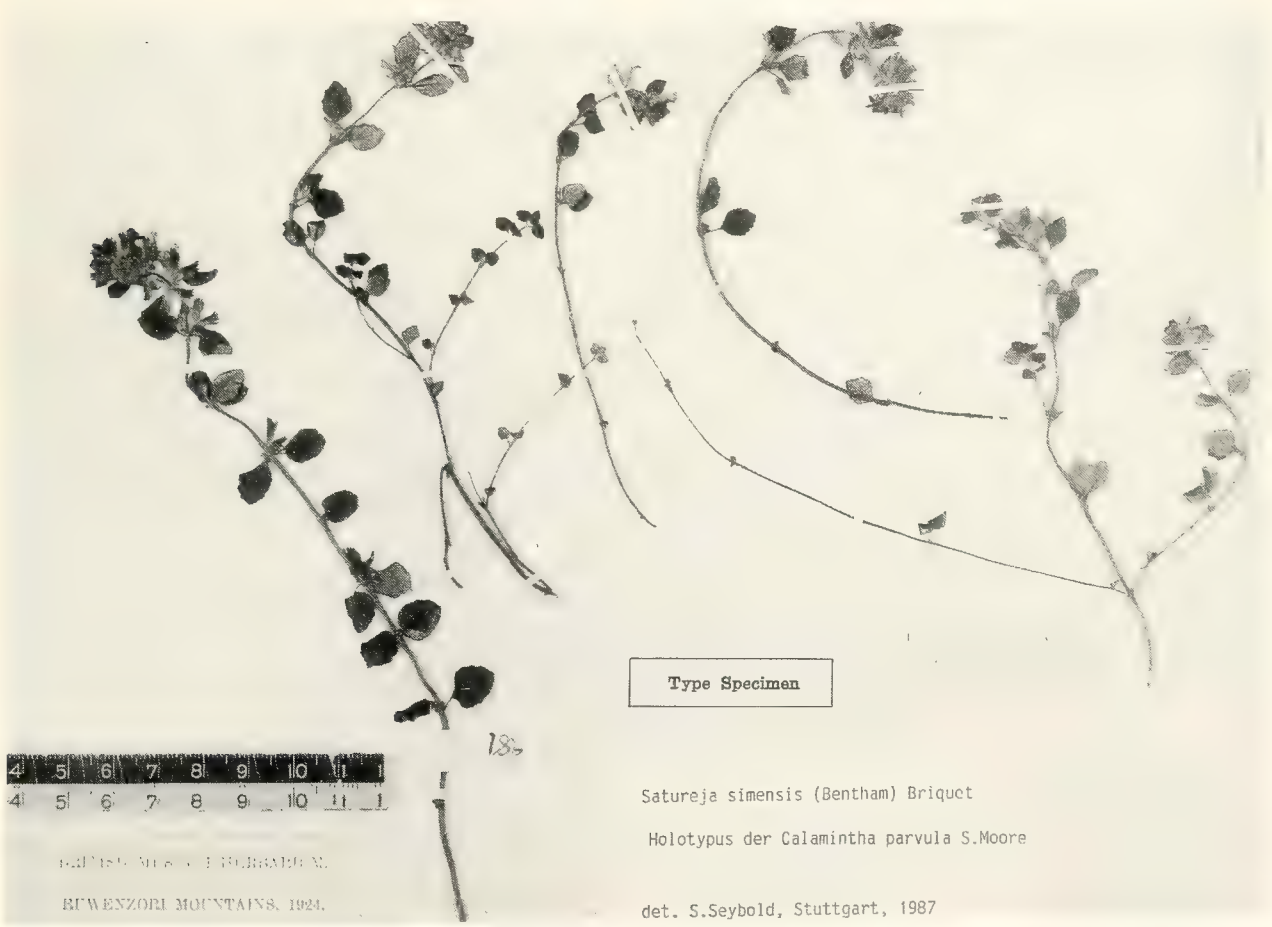


Abb. 4. *S. simensis* (Benth.) Briquet; Holotypus der *Calamintha parvula* S. Moore, WOLLASTON s. n., Ruwenzori, BM.

Eine Zusammenfassung hätte aber auch den Namen *S. simensis* zweideutig gemacht; man müßte stets betonen, ob er im engeren oder im weiteren Sinne gemeint ist.

Leider liegt die Typuslokalität von *S. simensis,* der Berg Buahit im Semiengebirge, in einem Gebiet, in dem beide Arten auftreten. SEBALD (1972:16) fand dort beide Arten. Das erklärt auch, warum die Typus-Aufsammlung SCHIMPERS, die Nr. 999, nicht einheitlich ist. BRENAN hat daraus (in K) einen Lektotypus ausgewählt, eine kleinblütige Form, die der heutigen Auffassung von *S. simensis* entspricht. Die anderen Belegstücke müssen zum Teil der *S. pseudosimensis* zugerechnet werden. Auch in S und UPS ist die Nr. 999 aus beiden Arten gemischt.

Mit dem Lektotypus BRENANS stimmen auch die Typusexemplare von *Calamintha cryptantha* Vatke (Abb. 3) und *C. parvula* Moore (Abb. 4) gut überein. Diese Arten wurden wohl nur aufgestellt, weil die Autoren *S. simensis* eher im Sinne von *S. pseudosimensis* interpretiert hatten.

Von *S. simensis* gibt es – durch relativ wenige Stücke belegt – auch großblütige Formen. Die Krone kann dabei mehr als 9 mm lang sein, also größer als bei *S. pseudosimensis.* Der Kelch hat aber die typischen Zähne von *S. simensis.* Hiervon seien besonders die Belege ERIKSSON 206, 597, 603 und LUNDGREN 79 genannt. Ob es sich hier um eine besondere Varietät handelt, könnte nur an Ort und Stelle geprüft werden.

Ungeklärt bleibt ferner, ob *S. pseudosimensis* nicht mit *S. uhligii* Gürke, Bot. Jahrb. Syst. 36:128, 1905 vom Kilimandscharo zu einer Art vereinigt werden müßte. Die Unterschiede zwischen beiden sind recht gering. Bei einer Zusammenfassung müßte für beide der Artname *S. uhligii* verwendet werden.

Nach Abschluß des Manuskripts erhielt ich aus Florenz (FT) den Holotypus der *Calamintha simensis* var. *obtusifolia* Avetta (RAGAZZI 5068/S 780, 2. 10. 1886, Scioa: Antoto). Er ist eindeutig zu *Satureja pseudosimensis* zu stellen.

4.3. *Satureja kilimandschari* (Gürke) Hedberg

HEDBERG, Symb. Bot. Upsal. 15(1): 162, 1957.
Basionym: *Calamintha kilimandschari* Gürke in ENGLER, Abh. Akad. Wiss. 1891(2): 366, 1892.
Typus: H. MEYER 234 [B (holo) vernichtet], Neotypus: HEDBERG 1245, *Kilimandjari,* UPS, **Abb. 5.**

Beschreibung: Pflanze kleinstrauchig, ästig, etwa 5–10 cm hoch, Internodien meist kürzer als die Blätter; Blätter breit eiförmig bis nierenförmig, behaart, Blattstiel etwa 1 mm lang, Blattspreite gekerbt, etwa 4 mm lang und 4 mm breit, Mittelnerv sich bogig schlängelnd, Blattrand umgerollt; Quirle wenigblütig; Kelche am Grund etwas bauchig, gerade, grün, 3 mm lang, die 3 oberen Kelchzähne dreieckig, wesentlich kürzer als die 2 pfriemlichen unteren; Blütenkrone rosa, ca. 4–5 mm lang.

Ökologie: Auf Grasland in 4140 m Höhe.

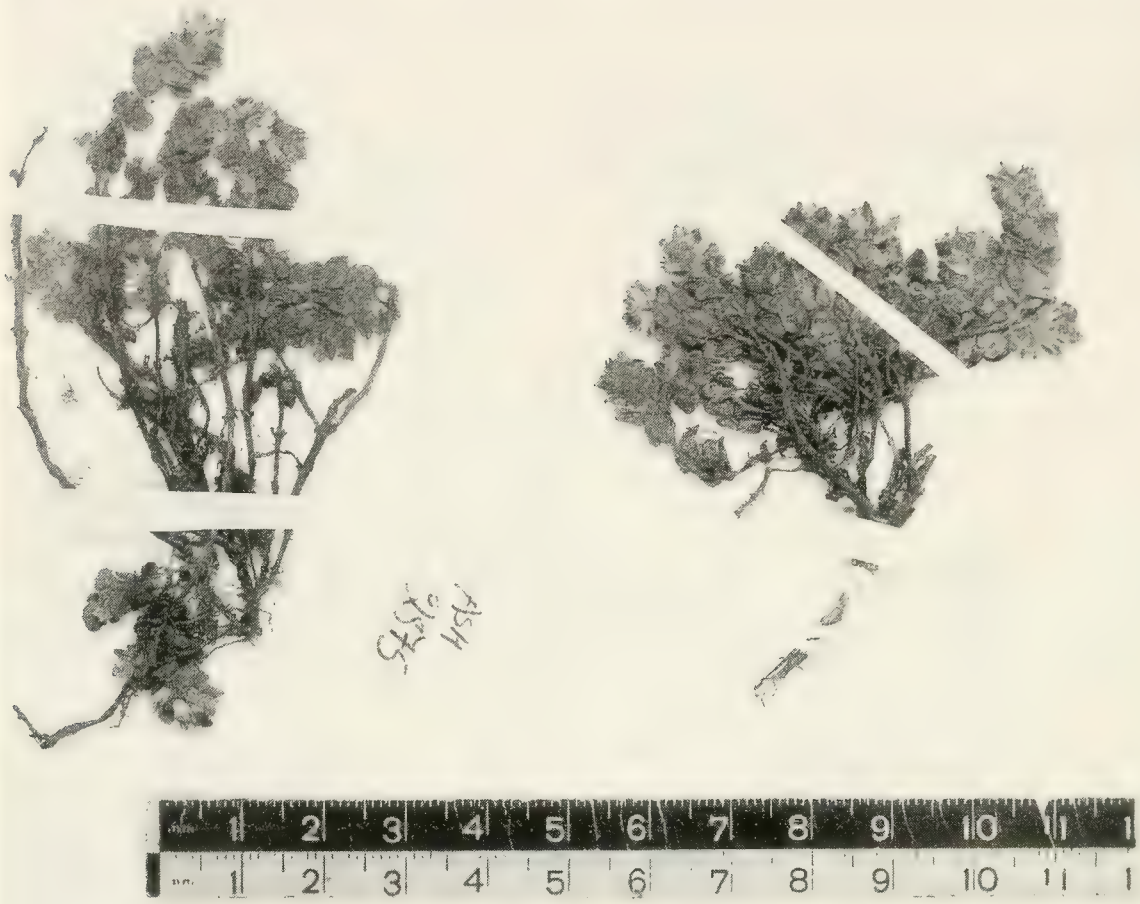
Blütezeit: April.

Verbreitung: Äthiopien, Kenia, Uganda, Tansania.

Fundorte

Bale Upland: ca. 20 km S of Goba (39° 40′; 7° 00′), on the new road to Maslo, on the Saneti plateau, 4140 m, ASH 2875, 6. 4. 1975, STU! (Abb. 6).

Abb. 5. *S. kilimandschari* (Gürke) Hedberg; Neotypus, HEDBERG 1245, Kilimandscharo, K.



STAATL. MUSEUM FÜR NATURKUNDE IN STUTTGART

Familie: Labiatae

Art: Satureja

Gebiet: Athiopien Höhe: 4140

Bale Prov.: C. 20 kms south of Goba (39.40/07.00)
on the new road to Maslo. On the Sanati plateau,
on giant mole-rat workings on slopes down to as grou
of alpine lakes. Soft red soil. Frequent amongst
grasses and alchemillas. Flowers pink or pale red-vi
Creeping woody underground stems. Bracts and leaves 1
red-violo

leg.: J.Ash Nr. 2875 am: 6.4.1975

Abb. 6. *S. kilimandschari* (Gürke) Hedberg. J. Ash 2875, Äthiopien: Goba-Maslo, STU. – Neu für Äthiopien!

Bemerkungen

Diese Art ist neu für Äthiopien; sie fehlt bei CUFODONTIS (1962a). Sie ist ein Endemit Ostafrikas und wurde bisher nur aus Uganda (Mt. Elgon), Kenia (Aberdare, Mt. Elgon und Mt. Kenya) sowie vom Kilimandscharo bekannt. Nun kommt dieser neue Fundort in Südäthiopien hinzu. Seine Höhenlage mit über 4000 m paßt gut zu den von HEDBERG (1957) angegebenen Werten von 2900–4600 m.

4.4. *Satureja paradoxa* (Vatke) Engler ex Seybold, **comb. nov.**

Basionym: *Calamintha paradoxa* Vatke, Linnaea 37: 327, 1872.
Typus: SCHIMPER 1546 (Gonder: Debra-Tabor „Dewra Tabac").

Volksnamen: zenaddan (PIOVANO 540, 1937, FI), amhara. naddo (DE WILDE 7722, 1965, K, B, UPS, H).

Beschreibung: Ausdauerndes Kraut, Stengel kriechend, ausläufertreibend, Sprosse 20–40 cm hoch, sich an den Knoten bewurzelnd, Stengel oberwärts abstehend behaart, Internodien etwa so lang oder länger als die Blätter; Blätter elliptisch, wellig gesägt, 10–40–(50) mm lang und 8–30–(40) mm breit, bis zu 8 mm lang gestielt; Blütenstand 3–8 cm hoch, kopfig, aus verdichteten Quirlen bestehend, insgesamt mit bis zu 100 Blüten, Quirle mit bis zu 15 Blüten, Brakteolen pfriemlich, 1–2 mm lang; Kelche auf bis zu 3 mm langem Stiel, 5–6 mm lang, grün, auch violett überlaufen, aufwärts gerichtet, Kelchzähne breit dreieckig, stumpflich, bis 2 mm lang, etwas ungleich; Blütenkrone rot bis dunkelviolett, gefleckt, 8 mm lang, Oberlippe schwach löffelförmig, etwas ausgerandet, gerade vorgestreckt, Unterlippe mit breitem Mittellappen und 2 kurzen Seitenspitzen; Staubblätter über den Schlund hinausragend, aber kürzer als die Oberlippe, Griffel über die Oberlippe hinausragend, mit 2 Narbenästen.

Ökologie: Auf lichtem und schattigem Grasland, an feuchten Stellen, an Straßenböschungen, in lichtem *Podocarpus*-Wald, selten auch als Unkraut in Teeplantagen, von 1350–3200 m.

Blütezeit: Blühende Belege aus allen Monaten außer Februar bis April gesehen.

Verbreitung: Äthiopien.

Fundorte

Gonder: Debra Tabor, SCHIMPER 1546 K! E!

Gojjam: Ghiedeb valley, Choké Mts., LEAKEY 182 K!, EVANS 45 K!

Wellega: 20 km E of Lekemti, W. J. J. O. DE WILDE 6801 WAG! K!; Ghidami, BENEDETTO 560 FI!; Sajo, Dembidollo, BENEDETTO 168 FI!

Shoa Upland: Entoto ridge, near old Mulu road, N of Addis, ASH 434 K!; Mt. Entotto, 8 km N of Addis Ababa, W. J. J. O. DE WILDE 8220 WAG! (Abb. 7), K! B! UPS! LD!; 3 km NE Addis Ababa, W. J. J. O. DE WILDE 7458 WAG!; Wodschadscha W Addis, SEBALD 907 STU!; Addis Abeba-Oletta, SENNI 1040 FI!; Entotto Mt., Addis Abeba, SANFORD E–16 FI!, MEYER 8609 WAG! K!; Addis Abeba, verso la chiesa copta di S. Ragnele, PIOVANO 540 FI!; Mt. Zuquala, 60 km S of Addis Ababa, W. J. J. O. DE WILDE 8565 WAG! K!; Lake Uanci, 120 km SW Addis Abeba, SMEDS 57 H! FI!

Arssi: Aselle, ROSELIUS 8–13–18 H!; Mt. Cilalo near Asella, W. J. J. O. DE WILDE 8055 WAG! K!, SCOTT s. n. K!; Mt. Boruluccu, Asella-Ticcio, 40 km SE Asella, W. J. J. O. DE WILDE 9219 WAG! K!; Asella-Bekoji, 5 km from Asella, WESTPHAL 1622 WAG!

Bale Upland: Goftari Ridge 6,9 km SW of Goba, HERBERT 61 K!; Bale Mts. Nat. Park, at the Headquarter, HEDBERG 5515 UPS!

Harerghe Upland: 1 km from Hararwach along road to Deder, WESTPHAL 912 WAG!; Gara Ades mountain, BURGER 3591 K!

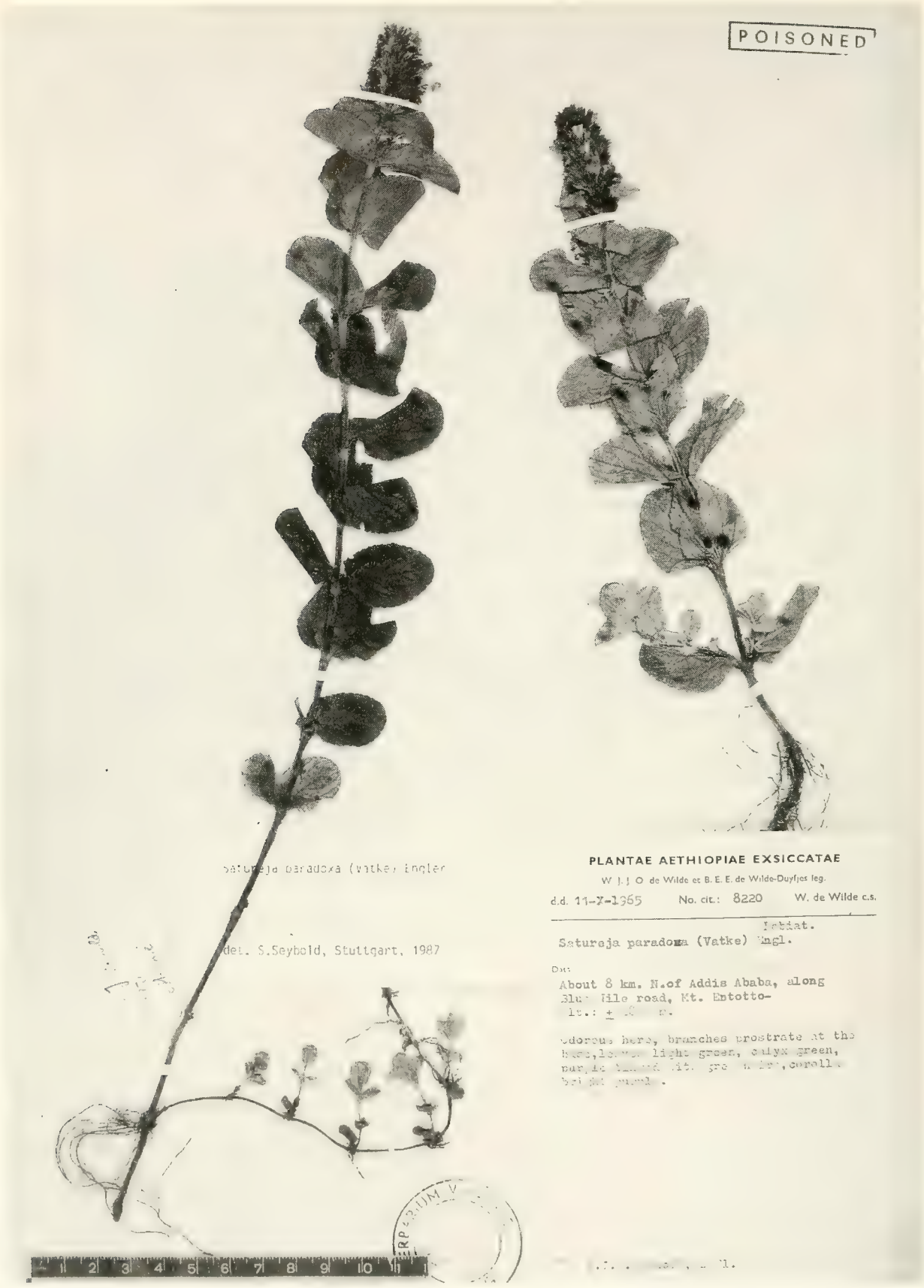


Abb. 7. *S. paradoxa* (Vatke) Engler ex Seybold. W. J. J. O. de Wilde & B. E. E. de Wilde-Duyfjes 8220, WAG. Äthiopien, Mt. Entotto, WAG.

Illubabor: Buno Bedele Awraja, 6 km E Chora town, Kumbabe, MESFIN TADESSE & KAGNEW 2443 K!; just of Buna Bedelle between Chora and Yembo on Matu to Gambela road, ASH 2210 K! STU!; Gore, AMBJÖRN 301 S!; Gore Eth. Tea Farm, PARKER E 163 K!

Keffa: Addis Ababa-Jimma, 11 km SW of Kombie, ASH 1347 K! STU!; Jimma-Agaro, 1 km S of village Yebu, FRIIS et al. 26 WAG! K!; Santamma, 18 km NW of Jimma, MOONEY 5980 K!; Gimma, CHIUDERI 415 FI! MOONEY 5914 K!; Gimma, Malcò, FIORI 9. 10. 1939 FI!; Mt. Maigudo, 40 km from Jimma-Addis road on Omo-Nadda track, FRIIS et al. 1445 K!; Jimma-Bonga, 5 km WSW of Jimma, W. J. J. O. DE WILDE 7581 WAG! K! B! H! LD! UPS!; near Shabe, 40 km SW of Jimma, W. J. J. O. DE WILDE 6898 WAG!; Wushwush, MOONEY 8669 K! 8859 K!; Bonga-Wush-Wush, 10 km NW Bonga, W. J. J. O. DE WILDE 7722 K! B! H! UPS!; Bonga, MOONEY 8633 K!, AMBJÖRN 179 S!; Bonga-Mizan Tefari, 15–17 km along the new road from Bonga, J. J. F. E. DE WILDE 5321 WAG!; Woshi, 35 km S of Bonga, SMEDS 2932 H!; Gimira, GILBERT 251 K! 538 K!; Chaj, Ghimira, MOONEY 9189 K! S! FI!; Maji, Entoto plateau, SMEDS 1560 H! 1559 H!

Gamo Gofa: Dita-Berg, Kuls 776 (fide CUFODONTIS 1962b: 284–285).

Sidamo: 3 km N of Soddu, GILBERT & THULIN 594 K! WAG! UPS!; 10 km WSW of Soddo, J. J. F. E. DE WILDE 5584 WAG! UPS! B!; Wondo Gennet, HOVDA 15. 3. 1970, UPS!; Aghere Salam, MOONEY 8188 K!; Irba Moda, MOONEY 8202 K! S! FI!; N of Irriga Shafi, GILLETT 14836 K!; Irgallem, MOONEY 5353 K!; Manafisha, near Irgallem, MOONEY 5388 K!; 43 km S of Agere Selam on the road to Kebre Mengist, FRIIS et al. 762 K!

Bemerkungen

Diese Art ist die einheitlichste der Gattung in Äthiopien. Sie ist immer leicht von allen anderen zu unterscheiden. Mit ihren breiten elliptischen Blättern, den kopfartig verdichteten Blütenständen und ihrem Geruch erinnert sie an die Gattung *Mentha*, hat aber ganz andere Blüten. Merkwürdigerweise bildet sie auch wie manche *Mentha*-Arten Kriechsprosse (Abb. 7), die sich bewurzeln. Sie wächst außerdem an feuchteren Standorten. Die Art trägt den Namen „paradoxa" also zu Recht und muß innerhalb der Gattung *Satureja* vielleicht in eine eigene Sektion gestellt werden. BRIQUET (1896) erwähnt die Art leider gar nicht. Sie war deshalb auch nicht korrekt zur Gattung *Satureja* umkombiniert. ENGLER wollte dies tun (1910: 109), doch hat er das Basionym nicht zitiert. Dieser Fehler soll deshalb hier korrigiert werden.

DOROSZENKO entdeckte an Pflanzen von Soddu (Sidamo): GILBERT & THULIN 594, K! auch rein weibliche Blüten. Diese Erscheinung wurde bei Labiaten schon öfter beobachtet. Unsere Art ist in ihrer Verbreitung anscheinend ganz auf Äthiopien beschränkt (vergleiche Abb. 20).

4.5. *Satureja abyssinica* (Bentham) Briquet

BRIQUET in ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. IV (3a): 301, 1896.
Basionym: *Micromeria abyssinica* Bentham in DC., Prodromus 12: 224, 1848.
Synonyme: *Calamintha abyssinica* (Bentham) Richard, Tent. fl. abyss. 2: 191, 1850;
Clinopodium abyssinicum (Benth.) O. Kuntze, Rev. gen. pl. 2: 515, 1891.
Typus: SCHIMPER 326, M. Scholoda in Tigre, Isotypus S, **Abb. 8.**

Volksnamen: Sassag wucharia (SCHIMPER 326); nach CUFODONTIS (1962a) ferner: buttansa, butlansa, jelomiscet, mutansa (amhara), sessag (-k)-golla (tigrinia), tatata (ADDICHÈ in HAMASEN), sebat (BERARDELLI et REGHINI 47, FI).

Beschreibung: ssp. *abyssinica*.

Pflanze einjährig oder ausdauernd, 5–80 cm hoch, aufrecht, am Grunde meist verholzt und dort wenig verzweigt; Blätter eiförmig oder rhombisch, am Grund keilig verschmälert, seltener fast rund, die unteren 8–20 mm lang gestielt, die oberen sitzend, Blattspreite dünn, gekerbt-gesägt, mit wenigen Zähnen, 20–35 mm lang und

Abb. 8. *S. abyssinica* (Benth.) Briquet; Isotypus, SCHIMPER 326, 1837, S.

18–25 mm breit, bei den oberen Blättern aber viel kleiner und meist ganzrandig, kahl oder behaart; Blütenstand meist ästig, Seitenäste bis 20 cm lang, alle mit zahlreichen Blütenquirlen, Brakteen außer den untersten sehr klein, Quirle 2–6–10–(16) blütig, Kelche verschieden lang gestielt, Stiele dünn, 3–4–10 mm lang, Brakteolen schmal eiförmig, 1–2 mm lang; Kelch röhrig-zylindrisch, am Grunde etwas verdickt, oft rotviolett überlaufen, 5–6 mm lang und 1 mm breit, Zähne gerade oder schwach auswärts gebogen, 0,5–1,0 mm lang, Kelch am Grunde später leicht abbrechend; Blütenkrone 7–9 mm lang, an der Mündung etwa 2–3 mm breit, rosa, Oberlippe kurz, zweispaltig, Unterlippe länger, dreilappig, Mittellappen länger als die Seitenlappen, manchmal mit dunkelroten Punkten; Staubblätter 4, nicht über den Schlund hinausragend; Griffel in die Blütenröhre eingeschlossen, Nüßchen ellipsoidisch-dreikantig, ca. 1 mm lang, glatt, mit Wabenstruktur auf der Oberfläche.

Ökologie: In trockenen Bergwäldern, an grasigen und felsigen Hängen, im *Combretum-Terminalia*-Gebüsch, in *Acacia*-Savannen (vgl. Friis et alii 1982), in Kosso-*Juniperus*-Vegetation, von 900 bis 2700 m.

Blütezeit: Blühende Belege aus allen Monaten außer Februar, März und Juni gesehen.

Verbreitung: Sudan, Äthiopien, Somalia, Kenia, Tansania, Arabische Halbinsel.

Fundorte

Eritrea West: Filfil, Baldrati 2326 FI!, 3992 FI!, Mooney 8082 K!; Ocule Cusai: Selet-Saganeiti, Pappi 3798 FI!; Saganeiti, vallée Marakhât, Schweinfurth & Riva 1715 K!; Zoho gannochi presso Saganeiti, Baldrati 2098 FI!; Assaorta Sergenti di Masciabo, Pappi 3214 FI!, sine loco spec. Colville 95 K!

Tigray Upland: Scholoda, Schimper 326 K! B! STU! UPS! S!; Aduwa, Quartin-Dillon & Petit 194 K!; Tigray?: Lötho, Schimper 415 E! FI!; Aman-Eski, Schimper 415 FI!

Gonder: Sanfetsch bei Debr'Eski, Schimper 2412 S!; between Addi Ancai and Debbiwar, Scott 226 K!; Semien, beim Wolkefit-Paß, Memminger s. n. STU!; Pendici orientali di monte Guranghé, Pichi-Sermolli 1406 FI!; Libo Awraja, 15 km N of Addis Zemen to Gonder, Mesfin Tadesse & Kagnew 1985 K!; Gonder Awraja, 4 km N of Azezo town, Mesfin Tadesse & Kagnew 1946 K!; Gonder Awraja, 4 km N of Gonder on the Setit Humera road, Mesfin Tadesse & Kagnew 1826 K!

Wello Upland: Azewagedel mountain, 2 km E of Desse, Sutherland 258 UPS!

Gojjam: Debre Markos Awraja, 5 km N of Dejen, Mesfin Tadesse & Kagnew 1628 K!

Shoa Upland: Blue Nile Gorge, Ash 1415 K! STU!, Gilbert & Thulin 991 K! UPS!; Bole Valley below Mulu Farm, 60 km NNW Addis Abeba, Gilbert & Tewolde 2523 K!; Old Portuguese Bridge near Debre Libanos, 80 km NW Addis Abeba, W. J. J. O. de Wilde 8666 WAG!; Between Addis Ababa and Addis Allem, Omer-Cooper s. n. K!; Mt. Uociacia, 15 km W of Addis Abeba, W. J. J. O. de Wilde 8514 WAG! K!; 5 km W of Guder, Gilbert & Thulin 945 K! UPS! WAG!; Guder, Mooney 10039 WAG!; Ambo-Nekemt, Jansen et al. 4621 WAG!; 15 km W of Ambo, near Güder, W. J. J. O. de Wilde 8730 WAG! K! B! UPS! H!; Akaki River, 17 km SE Addis Ababa, Meyer 8588 K! WAG!, Meyer 7476 K!

Arssi: Chilalo Awraja, 5 km N of Asella, Thulin 1399 UPS! K!

Bale Upland: Dallo S of Bale, Mooney 8443 K! FI!; Marsno, Smeds 579 K!

Harerghe Upland: Harrar, Ambjörn s. n. S!; Mount Kondudo, S of Harar near Gursum, Jansen 4474 WAG!

Harerghe Ogaden: Tra El Mara e Monte Ulo, Berardelli & Reghini 47 FI!

Keffa: Jimma, Mooney 6081 K!; Magi, Gilbert 353 K!; Maji, Entoto plateau, Smeds 495 H!

Gamo Gofa: South of Gidole from Konso, Gilbert 1585 UPS! K!

Sidamo: 19 km WSW of Soddo, J. J. F. E. de Wilde 5600 WAG! B!; Neghelli, Corradi s. n. FI!; Foresta di Neghelli, Vàtova 223 FI!; Road Neghelli-Wadera, 65 km from Neghelli, Westphal 2806 WAG! LD!; Kebre Mengist-Neghelli, 2 km N of Waddera, J. J. F. E. de

WILDE 6615 WAG!; 20 km S of Waddere on the road to Neghelle, FRIIS et al. 855 K!; Agheremariam, MOONEY 5434 K!; Yavello, BALLY 9231A K! 9390 K!; Javello, declivi, CUFODONTIS 448 FI!; Mega, GILLETT 14290 K! B! S! FI!, MASSA 28 FI!, CORRADI 5433 FI!

Abyssinia: sine loco spec.: ROTH 372 K!, ROTH 512 K!, PETIT s. n. K!

Bemerkungen

Trotz ihrer biologischen Vielfalt – die Art kann einjährig auftreten oder mehrjährig und verholzt sein – ist *S. abyssinica* morphologisch relativ einheitlich. Sie ist meist leicht zu erkennen. Die von HEDBERG entdeckte Varietät *condensata* scheint auf den ersten Blick sehr stark von *abyssinica* abzuweichen. Es gibt jedoch auch Übergänge (GILLETT 14290). Die Sippe scheint aber bisher als Unterart besser eingestuft zu sein. Schon HEDBERG (1957: 318) hatte eine höhere Einstufung vermutet.

Als Klammerautor des Namens *S. abyssinica* ist BENTHAM (1848) zu zitieren, nicht RICHARD (1850). RICHARD erwähnt bei *Calamintha abyssinica* zwar nicht das Basionym *Micromeria abyssinica* Bentham, das er hätte aufnehmen müssen, doch ist sein Name auch kein jüngeres Homonym, da er auf demselben Typus gegründet ist. Man muß also die Art unter *Calamintha* als *C. abyssinica* (Benth.) Rich. zitieren.

4.5.1. *Satureja abyssinica* (Bentham) Briquet subsp. *condensata* (Hedberg) Seybold **comb. nov.**

Basionym: *Satureja abyssinica* (Benth.) Briq. var. *condensata* Hedberg, Symb. bot. Upsal. 15. 1: 164, 1957.

Typus: I. R. DALE 2417 (Kenya, Katinok Forest, K) **Abb. 9;** Icon: HEDBERG (1957: 165).

Beschreibung: Pflanze am Grunde verholzt, 40–80 cm hoch, weniger ästig als subsp. *abyssinica,* aufrecht; Blätter rund, nierenförmig, gekerbt, bis 10 mm lang gestielt, obere sitzend, Blattspreite etwa 2 cm im Durchmesser, ober- und unterseits dicht filzig behaart; Blütenstand ästig, meist mit über 10 Quirlen, Quirle etwa so lang wie die Brakteen, manchmal fast halbkugelig, Kelche ungestielt, Quirle mit 6–8–(40) Kelchen, Brakteolen zahlreich, schmal eiförmig; Kelche zylindrisch, etwas wollig behaart, 4 mm lang, Zähne leicht auswärts gebogen; Blütenkrone weit geöffnet, 6–8 mm lang, Oberlippe zweispaltig, etwa so lang wie die Unterlippe, Unterlippe mit 3 etwa gleich großen Lappen, selten mit dunklen Punkten, um 90° gegen die gerade Oberlippe spreizend, Blütenkrone rot oder weiß-rosa; Staubblätter 4, fast so lang wie die Oberlippe, deutlich sichtbar; Griffel sichtbar mit 2 kurzen Narbenästen, Nüßchen ellipsoidisch-dreikantig, glatt, ca. 1 mm lang.

Ökologie: An steinigen Hängen, im *Hagenia-Erica*-Gebüsch, im *Protea-Maesa*-Gebüsch, von 1750 bis 3400 m.

Blütezeit: Oktober bis Januar.

Verbreitung: Äthiopien, Kenia, Uganda.

Fundorte

Gojjam: Gimgabet, 25 km NW von Buri, KULS 155 (fide CUFODONTIS 1962c: 329).

Shoa Upland: Guraghe, Jetabon daaget, SMEDS 181 H!

Arssi: Mt. Caca, 65 km S of Aselle, SMEDS 470 H!

Bale Upland: Adaba-Dincho, 64 km from Adaba, WESTPHAL 3130 WAG! K!

Harerghe Upland: Prov. Kulubi, IECAMA I–1 K!; Gara Mullata Mountain, BURGER 2395 K!; Bedeno-Longhe, 13 km from Bedeno, WESTPHAL 2426 WAG! K!

Keffa: Dekano, MOONEY 8280, K! (Abb. 10) FI!; Mt. Maigudo, FRIIS et al. 490 K! 1430 K!

Sidamo: Mt. Damota, near Soddu, SCOTT 74 K!; 20 km E of Adola, MOONEY 10003 WAG!; Kebre Mengist – Neghelli, 5 km from Kebre Mengist, WESTPHAL 2735 WAG!; Mt. Kocho, E slopes of Mt. Delo, GILLETT 14895 K! B!; Agheremariam, GILLETT 14597 K! B! FI!

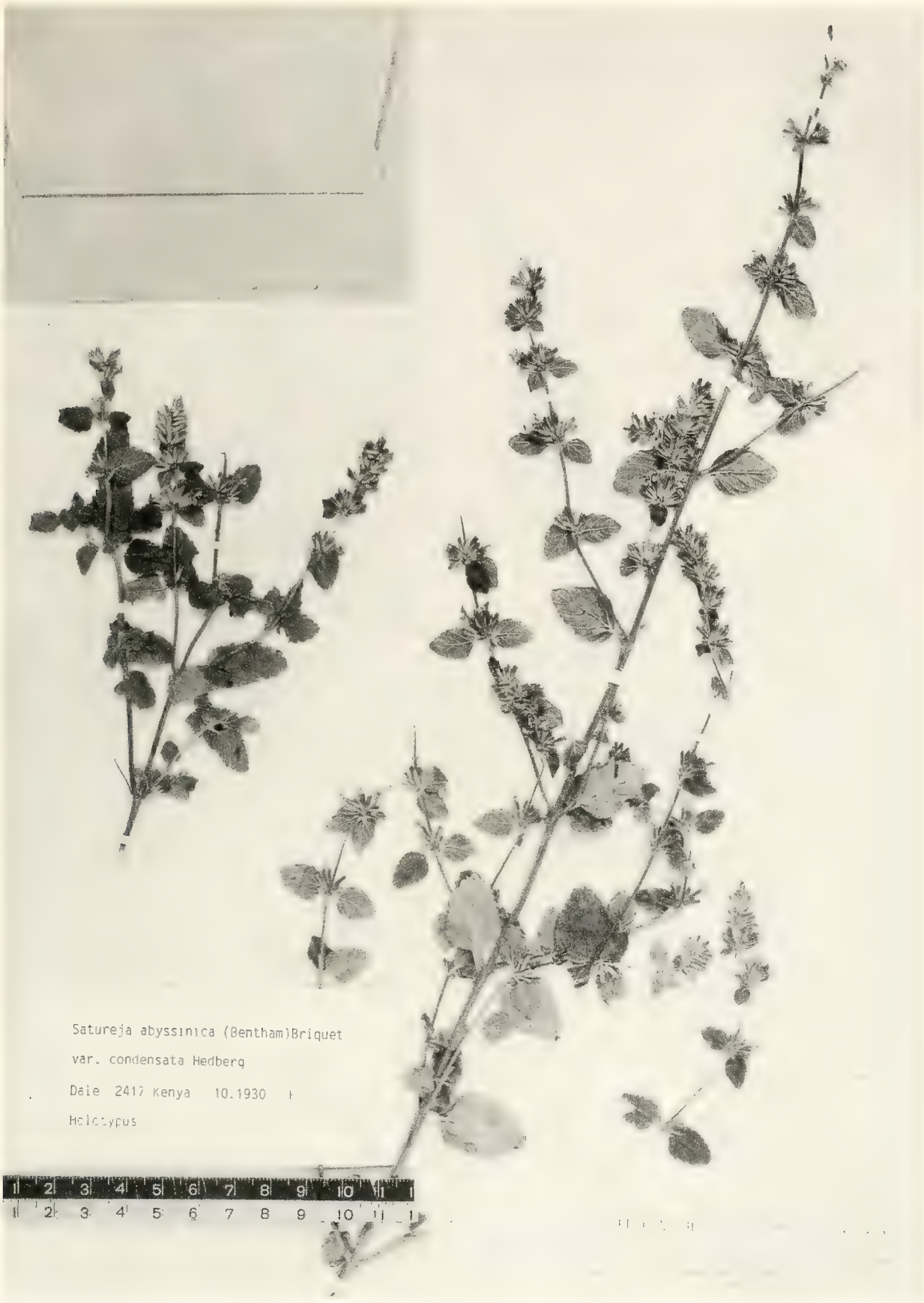


Abb. 9. *S. abyssinica* subsp. *condensata* (Hedb.) Seybold; Holotypus, I. R. Dale 2417, Kenya, K.

Abb. 10. *S. abyssinica* subsp. *condensata* (Hedb.) Seybold, MOONEY 8280, Äthiopien, Keffa, Dekano, K.

4.6. *Satureja imbricata* (Forsskål) Briquet

BRIQUET in ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. IV (3a): 299, 1896.
Basionym: *Thymus imbricatus* Forsskål, Flora Aegypt.-Arab. 108, 1775.
Synonyme: *Micromeria imbricata* (Forssk.) Christensen, Dansk Bot. Arkiv 4 (3): 21, 1922;
Clinopodium imbricatum (Forssk.) O. Kuntze, Rev. gen. pl. 2: 515, 1891;
Thymus biflorus Hamilton ex D. Don, Prodr. Fl. Nepal. 112, 1825;
Micromeria biflora (Ham. ex Don) Bentham, Lab. gen. spec. 378, 1834;
Satureja biflora (Ham. ex Don) Briq. in ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. IV (3a): 299, 1896;
Clinopodium biflorum (Ham. ex Don) O. Kuntze, Rev. gen. pl. 2: 515, 1891;
Satureja contardoi, Pichi-Sermolli, Miss. Stud. lago Tana 7: 218, 1951.
Typus: FORSSKÅL, Kurmae (SW Sanaa), Jemen, C!, **Abb. 11** und **12.**

Volksnamen: lomiscittù, toassì, tuossim (amhara), laudewado, sodewado, zandewaho, zaudewado (tigrinia), harrarò-gundumi, harrorò-gundibui (tigr.: Acrur) nach CUFODONTIS (1962a: 822). Ein Teil dieser Namen bezieht sich wahrscheinlich auch auf andere *Satureja*-Arten.

Beschreibung: Pflanze kleinstrauchig, niederliegend bis aufsteigend, 10–20 cm hoch, mit vielen dünnen Ästen; Zweige locker beblättert, Blätter meist kürzer als die Internodien, klein, 2–4 mm lang und 2–3 mm breit, eiförmig, stumpf oder spitz,

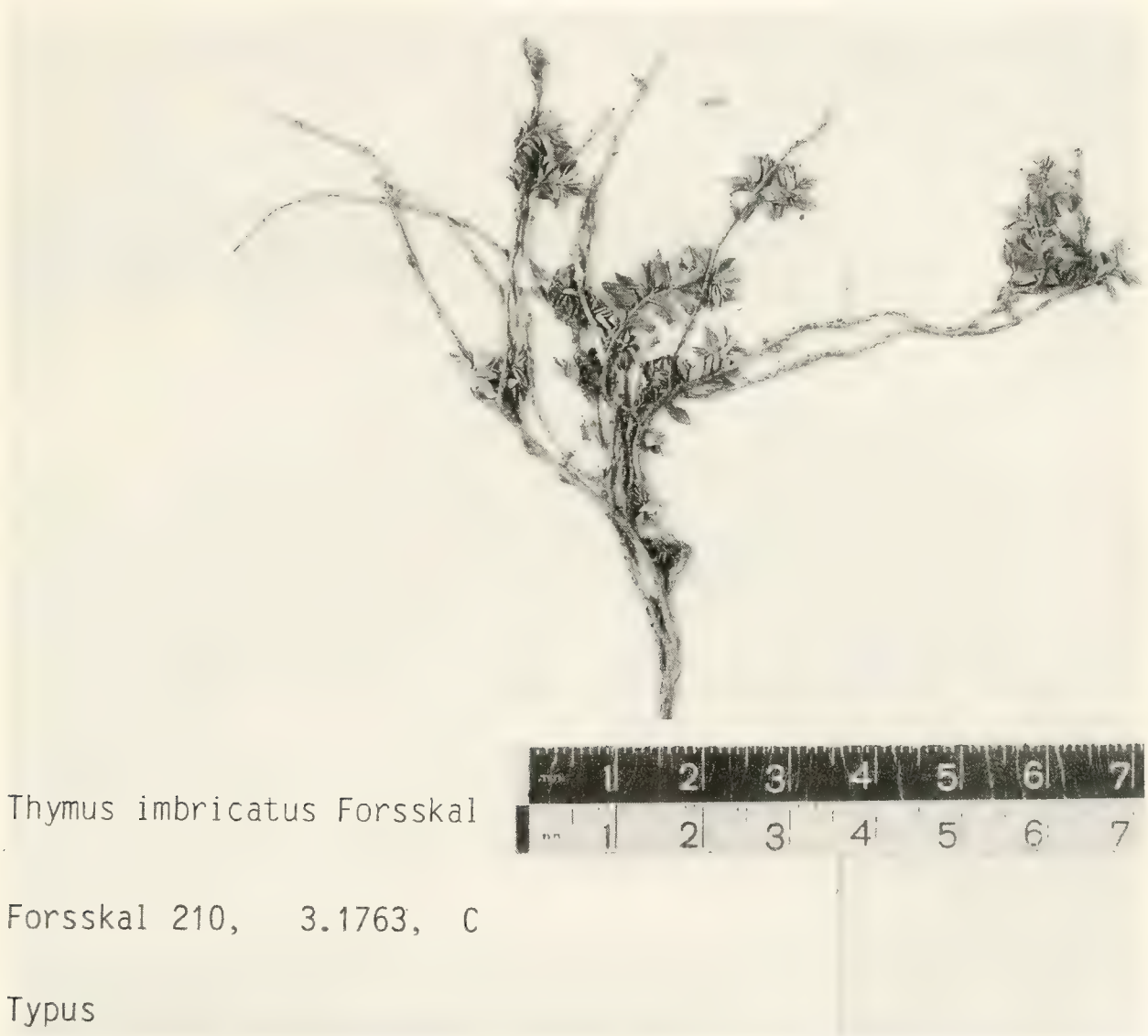


Abb. 11. *S. imbricata* (Forssk.) Briquet; Typus von *Thymus imbricatus* Forsskål, FORSSKÅL 210, Jemen, C.

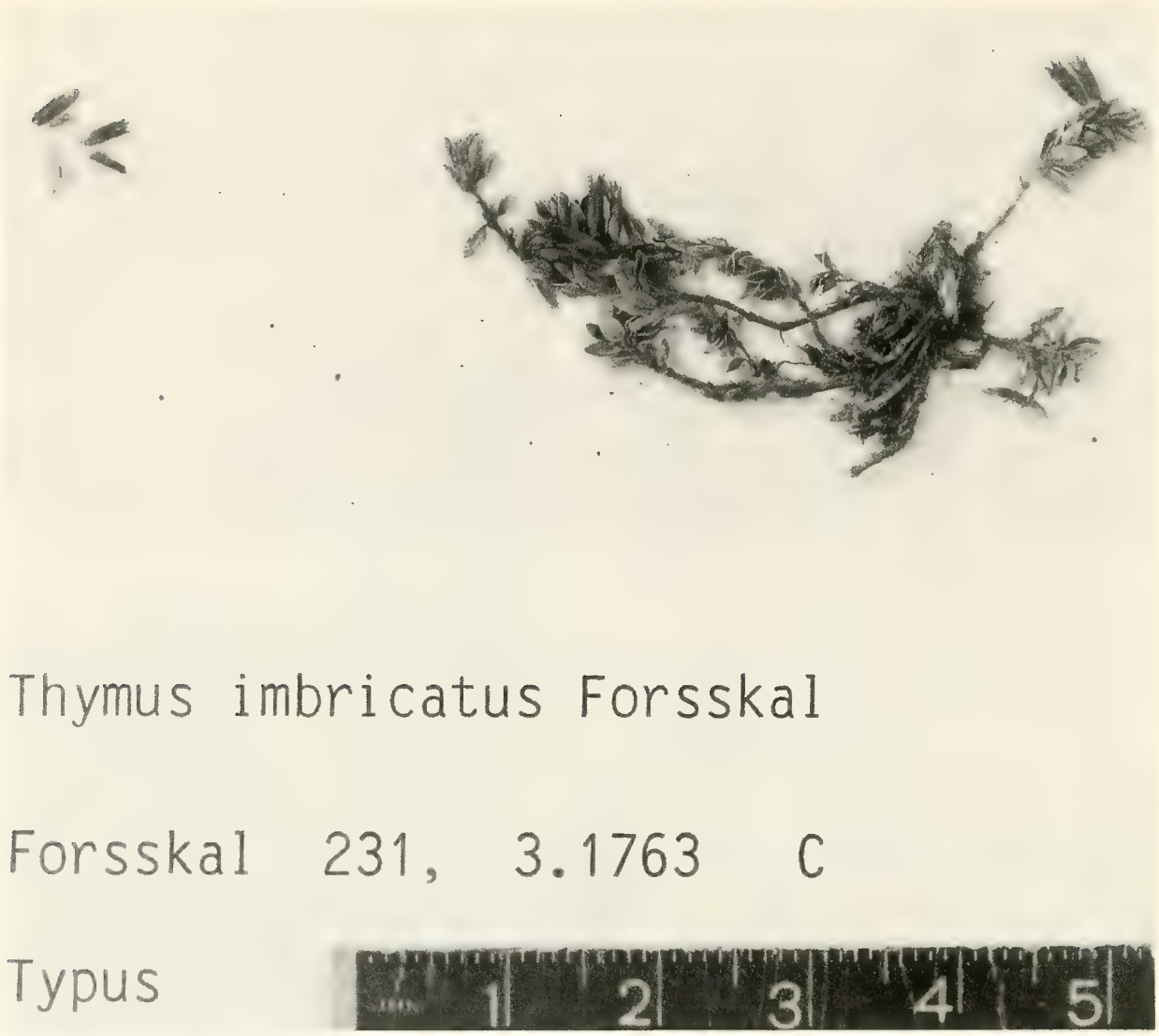


Abb. 12. *S. imbricata* (Forssk.) Briquet; Typus von *Thymus imbricatus* Forsskål, FORSSKÅL 231, Jemen, C.

mit kurzem Blattstiel, Blattrand weiß, umgerollt; Blüten deutlich gestielt, in 1–2blütigen, blattachselständigen Cymen, Brakteolen pfriemlich, viel kürzer als der Blütenstiel; Kelch 2–5 mm lang, Zähne pfriemlich, ungleich lang, die zwei längeren unteren fast so lang wie die Kelchröhre, deutlich länger als die drei oberen, Kelche schwach bauchig; Blütenkrone rot, rosa oder weiß, 7–11 mm lang.

Ökologie: An steinigen Berghängen, in Grasland, im *Erica*-Gebüsch, von 2500 bis 4300 m.

Blütezeit: Blühende Belege aus allen Monaten außer Juni und August bis Oktober gesehen.

Verbreitung: Afrika, Arabische Halbinsel, Süd- und Ostasien.

Fundorte.

Gonder: Semien, versante NW di M. Buahit, PICHI-SERMOLLI 2689 FI! (Holotypus der *S. contardoi,* Abb. 13), VERFAILLIE 375 WAG!; versante SE M. Ualtà, PICHI-SERMOLLI 2684 FI! K! (Abb. 14).

Shoa Upland: Debre Sina – Debre Berhan, Mussolini-Paß, W. J. J. O. DE WILDE 9649 WAG!; Wuti, Debre Berhan distr., MOONEY 6459 K!; Debre Berhan – Ancober, 34 km E of Debre Berhan, FRIIS et al. 1359 K!

Arssi-Bale Upland: Coriftu, on Webi Strebeli river, SMEDS 1279 K!
Bale Upland: Stella Waghe Mt. Bale, near Gurie, MOONEY 7120 K!; 6 km W of Dinchu on Shashamane – Goba road, ASH 1685 K! STU!; Dinshu-Goba, 28 km W of Dinshu, J. J. F. E. DE WILDE 6764 WAG!; Dinshu – Adaba, 27 km W of Dinshu, J. J. F. E. DE WILDE 7343 WAG! K!; Adaba-Goba, SMEDS 308 H!; Batu Mt. SW of Goba, SMEDS 362 H!
Harerghe Upland: NW Face of Gara Mullata Mtn., BURGER 1477 K!; Gara Mullata, GILLETT 5319 K! FI!
Sidamo: Gajaso or Gajaro, SMEDS 1303 K!; Faille, RANKIN s. n. E!
Abyssinia: sine loco speciali: TEKLE HAGOS 213b K!

Bemerkungen

Die Sippe, die bisher mit *S. biflora* (Ham. ex Don) Briquet im engeren Sinne bezeichnet wurde, muß nun den Namen *S. imbricata* (Forsskål) Briquet tragen. Diese Erkenntnis verdanken wir DOROSZENKO (1986). Nach Einsicht in das Typusmaterial von *Thymus imbricatus* Forsskål möchte ich mich dieser Ansicht anschließen. In Kopenhagen (C) liegen insgesamt 2 Belege vor (Nr. 210 und Nr. 231); beide gehören zur gleichen Sippe (vergleiche Abb. 11 und 12). Von *Thymus biflorus* Ham. ex Don gibt es anscheinend kein Typusmaterial. BENTHAM

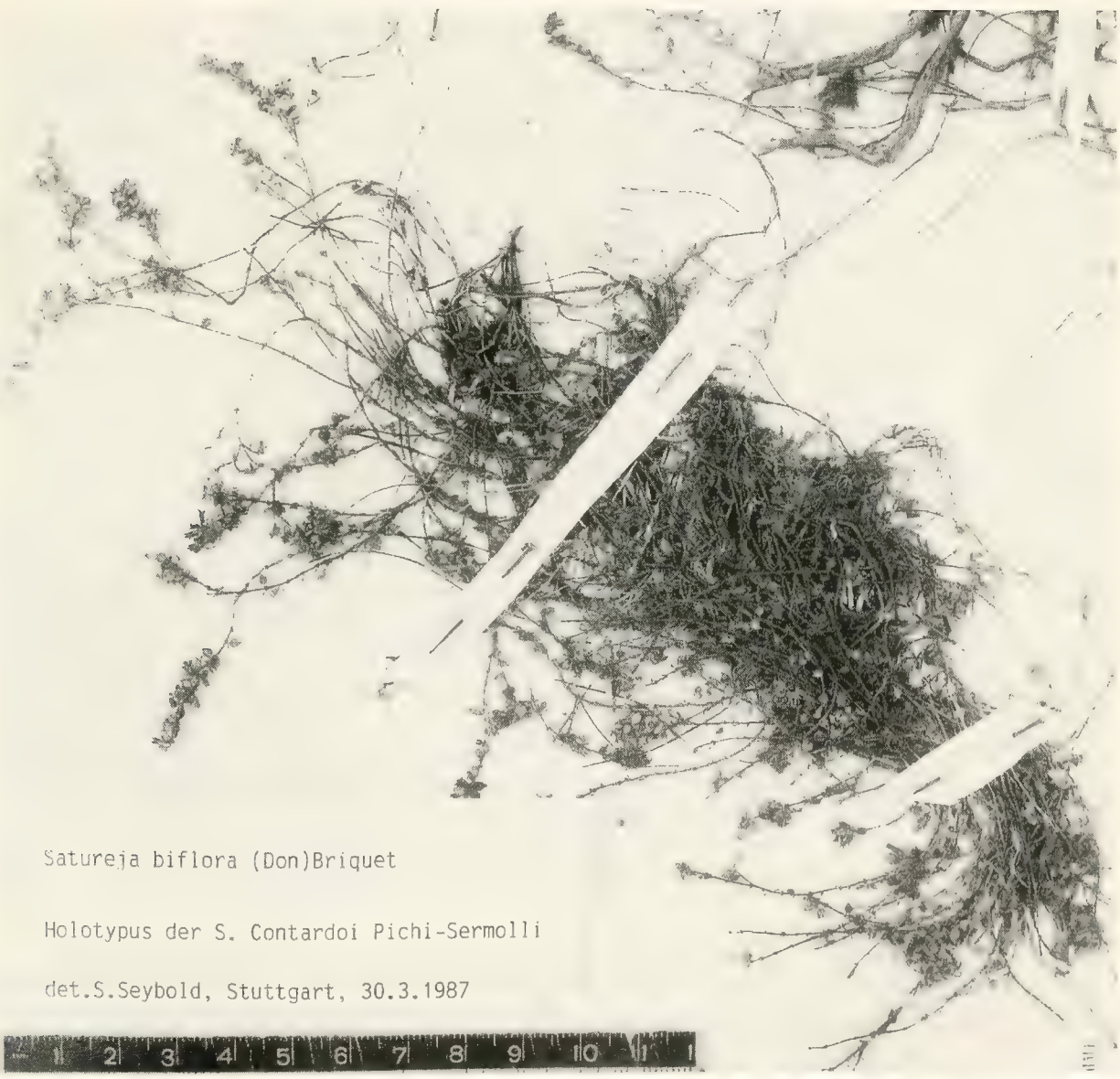


Abb. 13. *S. imbricata* (Forssk.) Briquet; Holotypus der *S. contardoi* Pichi-Sermolli, PICHI-SERMOLLI 2689, Äthiopien, M. Buahit, FI.

(1834), der möglicherweise Originalstücke kannte, zitiert verschiedene Belege aus Südasien unter *Micromeria biflora.* Was ich selbst an Belegen aus diesem Gebiet sah, zeigt eine gute Übereinstimmung mit *Thymus imbricatus.* Man muß also wohl *Thymus biflorus* als Synonym zu *Th. imbricatus* stellen.

S. imbricata und *S. punctata* sind sicher näher miteinander verwandt. Der beste Unterschied sind die deutlich ungleich langen Kelchzähne bei *S. imbricata.* Bei der hier vertretenen weiten Fassung der *S. punctata* erhebt sich aber natürlich die Frage, ob nicht auch diese beiden Arten (wie zum Beispiel bei Baker 1900: 452, Killick 1961: 436, Agnew 1974: 626 oder Codd 1985: 103) vereinigt werden sollten. Im Gebiet von Äthiopien gibt es aber nur wenige Belege, die bei der Entscheidung bei diesem Artenpaar Schwierigkeiten machen. So halte ich es mit Brenan (1954: 45), Hedberg (1957: 161–162), Cufodontis (1962a: 821–823) und Wickens (1976: 152–153) für besser, beide als Arten getrennt zu halten.

Pichi-Sermolli (1951: 218) beschrieb neu die Art *S. contardoi.* Sie wurde bisher nur im Semiengebirge in Höhen über 4000 m gesammelt. Die Pflanzen sind etwas dünnstengeliger und kleinblättriger als *S. imbricata* sonst (Abb. 13). Doch sind mit solchen Unterschieden kaum Artabgrenzungen aufrechtzuhalten. Die Belege sind Extreme der *S. imbricata;* eine eigene Art dafür beizubehalten ist meiner Ansicht nach nicht gerechtfertigt.

Ungeklärt ist noch die Natur von *S. ellenbeckii* Gürke. Alle Typusbelege (aus Berlin) scheinen vernichtet zu sein. Man ist bei der Beurteilung daher ganz auf die Beschreibung angewiesen. Diese paßt gut in den Rahmen von *S. imbricata,* ohne davon abzuweichen. Die Fundstelle von *S. ellenbeckii* (Gara Mullata) ist aber auch eine der wenigen Stellen, wo in Äthiopien *S. imbricata* nachgewiesen ist. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß *S. ellenbeckii* und *S. imbricata* identisch sind.

4.7. *Satureja punctata* (Bentham) Briquet

Briquet in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. IV (3a): 299, 1896.
Basionym: *Micromeria punctata* Bentham, Lab. gen. spec. 378, 1834.
Synonyme: *Micromeria quartiniana* Richard, Tent. Fl. Abyss. 2: 190, 1850;
Satureja quartiniana (Rich.) Cufodontis, Enum. pl. aethiop. 823, 1962, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 39 (4) Suppl.: S. XXXI, 1969;
Micromeria schimperi Vatke, Linnaea 37: 326, 1872;
Satureja schimperi (Vatke) Cufodontis, Enum. pl. aethiop. 824, 1962, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 39 (4) Suppl.: S. XXXI, 1969;
Satureja punctata (Benth.) Briq. var. *rigida* Pichi-Sermolli, Miss. Stud. Lago Tana 7: 125, 1951;
Micromeria biflora (Ham. ex Don) Bentham var. *punctata* (Benth.) Fiori, Nuov. giorn. bot. ital. 20: 371, 1913.
Typus: Salt, Abessinien (BM), **Abb. 15.**

Volksnamen: Nach Cufodontis (1962a): tosiu, tossinj (amhara), ieloscet (amhara: Gondar).

Beschreibung: subsp. *punctata.*

Kleiner Strauch, (10)–20–40–100 cm hoch, unten stärker verzweigt, oft mit kräftigen und wenig verzweigten Ästen, Stengel mit abstehenden kleinen Haaren besetzt; Blätter kurz gestielt oder sitzend, breit eiförmig, ganzrandig, meist lederig, selten dünn, Blattrand umgerollt, weiß, Blattspreite 4–10–13 mm lang und 1–6–8 mm breit; Blütenstand mit zahlreichen (bis 23) Quirlen; Blütenquirle vielblütig, dicht,

Abb. 14. *S. imbricata* (Forssk.) Briquet, PICHI-SERMOLLI 2684, Äthiopien, M. Ualtà, K.

teilweise aus verkürzten Seitenästen mit eiförmigen Brakteen bestehend, seltener Cymen wenigblütig und gestielt, Brakteolen pfriemlich, winzig; Kelche gerade, (2)–3–4–(5) mm lang, leicht abbrechend, Kelchzähne (0,5)–0,75–1,5 mm lang, leicht spreizend, fast gleich lang, am Schlund mit weißer Behaarung; Blütenkrone rot, dunkelviolett oder weiß, (4)–5–8 mm lang, Oberlippe kürzer als die Unterlippe, Mittellappen der Unterlippe zweilappig; Staubblätter im Schlund meist sichtbar, die längeren kürzer als die Oberlippe, Griffel so lang wie die Oberlippe, mit zwei Narbenästen; Oberlippe leicht ausgerandet; Nüßchen länglich ellipsoidisch-dreikantig, ca. 1 mm lang, etwas rauh.

Ökologie: Auf Weideland, an felsigen Hängen, in Lichtungen des Buschwaldes, in *Acacia*-Savannen, in *Erica-Myrica*-Gebüsch (vgl. auch Friis et alii 1982 unter „*S. biflora*"), oft auf Kalk, von 600–3840 m.

Blütezeit: Blühende Belege aus allen Monaten gesehen.

Verbreitung: Wegen unterschiedlicher Sippenabgrenzung kann das Areal nicht genauer angegeben werden. Es reicht (nach Wickens 1976) vermutlich von Kamerun, dem Sudan, der arabischen Halbinsel und Äthiopien bis Südafrika.

Fundorte

Eritrea West: Bab-Agame, Mooney 9426 WAG!; Mensa, Terracciano & Pappi 1837 FI!; Da Huet Arbà ad Aba Maitan, Terracciano & Pappi 1660 FI! 1661 FI!; Farakanrot Aba Maitan, Terracciano & Pappi 2005 FI! 2242 FI!; Aba Maitan-Dadà, Terracciano & Pappi 2142 FI!; Dadda, Roventi 54 FI!; Lungo il torrente Messeb, Fiori 1567 FI!; Mai Baltet, Terracciano & Pappi 1861 FI! 1863 FI!; Rora Ualicave-Ham-Ham, Terracciano & Pappi 763 FI!; Mte. Ira, Terracciano & Pappi 1449 FI!; Adinalai, Maldi, Terracciano & Pappi 1484 FI!; Keren, Steudner 1429 K!, Terracciano & Pappi 2628 FI!; Keren, sul Mte. Deban, Beccari 201 FI!; Az Taclesan-Keren, Tallini 1254 FI! 1300 FI!; Az Taclesan-Arbascico, Terracciano & Pappi 338 FI!; Az Teclesan-Alibaret, Pappi 3066 FI!; Ad Teclesan, Bally 6652 K!; Adi Nifas, Pappi s. n. 1927 FI!; Adi Logro presso Asmara, Chiovenda 55 FI! 100 FI!; Nefasit, Baldrati 2073 FI!, Roventi 42 FI!; Asmara, Pappi 2229 FI!, Ragazzi 41 FI!, Baldrati 3512 FI!, 3514 FI!, Pichi-Sermolli 1405 FI!; 5 km E Asmara, Sebald 2002 STU!; Asmara-Anbaroba, Scott 207A K!; Altipiano-Asmara, Tallini 299 FI! 379 FI!; Ad-Rassi, Pappi 4953, FI!; Ghinda-Asmara, Terracciano & Pappi 150 FI!; Sorgenti del torrente Mai-Amus presso Az-Nefas, Pappi 3576 FI!; Dongollo presso Ghinda, Pappi 4184 FI! 4527 FI!; Ghinda, Baldrati 3993 FI!; Agametta, Bat-Agos, Scotti 17. 2. 1893 FI!; Mont Bizen, Schweinfurth & Riva 1863 K!; Amasen: Belesa, Terracciano & Pappi 314 FI!; Maldi-M. Ciafrus, Terracciano & Pappi 256 FI!; Valle Mai-hinsi, Terracciano & Pappi 197 FI!; Zazegà lungo il torrente Anseba, Pappi 5044 FI!; Dem Sabai, Pappi 11 FI!; Adi Gambali, Pappi 84 FI!; Addichè, Pappi 93 FI! 122 FI! 295 FI!; Goorbaati, Pappi 224 FI!; Tartega, Pappi 60 FI!; Matcallat, Pappi 4804 FI!; Monti Lesa, Pappi 4699 FI! 4669 FI!; Sahada-Custan, Pappi 4424 FI!; Amba-Derò, Pappi 3804 FI!; Ad Donegher, Pappi 160.3 FI! 181 FI!; Monte Faghenat, Pappi 5335 FI!, Cappelletti & Nastasi 211 FI!; Asmara-Bet Ghiorghis, Chiovenda 194 FI!; Bet Ghiorghis, Baldrati 3878 FI!, 3956 FI!, Chiovenda 181 FI!, Pappi 17 FI!; Seraè: Monte Arato presso Semassen, Pappi 68 FI!; Debarroa Pappi 458 FI!; Mai Armar, Pappi 62 FI!; Adi Ugri, Massa 697.2 FI!; Saganeiti, Bartolommei-Gioli 77 FI!, Fiori 1565 FI!; Assaorta, Monte Dijot, Pappi 2979 FI!; Monte Falta, Pappi 3081 FI!; Ocule Cusai: Selet Saganeiti, Pappi 3772 FI!; Tagaren, Pappi 2039 FI!; Ceccaharo-Selet, Pappi 3727 FI!; Valle Damas, Pappi 4118 FI!; Uagarti-Saharti, Pappi 4282 FI! 4283 FI!; Senafè, Pappi 802 FI!; Scimenzana: Gheleba, Pappi 896 FI!; Monte Matarà, Pappi 935 FI!; Guna Guna, Pappi 681 FI!

Tigray Upland: Axum, hill behind tomb of Kaleb, Seegeler 2176 WAG!; Daro Tacle Escarpment, Robertson 1224 K!; Adua: Scholoda, Schimper 45, 25. 10. 1837 K! S! 1355, 8. 11. 1838 S!; Anadehr, Schimper 576 K! E!; Dschadscha, Schimper 314 E!; 17 km from Adua along Adigrat road, Aweke & Gilbert 761 K!

Gonder: Uoghera, Darà, Chiovenda 2903 FI!; Semien Mts. Nat. Park, tussen Saha en Dirne, Verfaillie 276 WAG!; Geech, Hedberg & Getachwe Aweke 5489 K! UPS!, Hei-

Abb. 15. *S. punctata* (Benth.) Briquet; Holotypus der *Micromeria punctata* Bentham, SALT s. n., Abessinien, BM.

NONEN 1046 H! 1049 H! 1059 H! 1016 H! 1071 H!; Amba Ras plateau, HEINONEN 1080 H!; Mayschaha-Tal, SEBALD 1184 STU!; DEBAREK 2971.2, CHIOVENDA 2971.2 FI!; Debark-Wolkefit Pass, POLUNIN 11641 K!; Wolkefit Paß, MEMMINGER s. n. STU!; Gondar-Setit, J. J. F. E. DE WILDE 7142 WAG!; Gondar, CHIOVENDA 1129 FI!, MASSEY 19 K!; 50 km along road from Gondar to Baher Dar, J. J. F. E. DE WILDE 7166 WAG!

Wello Upland: 12 km NNE Lalibela, SEBALD 2050 STU!; Aischätn Amba 5 km SE Lalibela, SEBALD 2078 STU! 2096 STU! 2083 STU!; Azewagedel mountain, 2 km E of Desse, SUTHERLAND 164 UPS!; Tossa mountain, 1 km W of Desse, SUTHERLAND 229 UPS!; 26 km W of Bati, along Dessie road, BOULOS & AMARE GETAHUN 11785 UPS!

Gojjam: Choké Mts. upper Ghiedeb valley, EVANS & HILLER 92 K!; 25 km NNE Bahar Dar, SEBALD 2594 STU!; Debre Markos Awraja, 20 km S of Dejen, MESFIN TADESSE & KAGNEW 1579 K!; Burg Jebab 8 km SW Bahar Dar, SEBALD 2498 STU!; Monte Debangi bei Bahar Dar, PICHI-SERMOLLI 1460 FI!, SEBALD 213 STU!, 647 STU! 2244 STU! 2264 STU!, MEMMINGER s. n. STU!; Niltal nahe der Str. Debra Markos-Addis Abeba, SEBALD 2676 STU!; Berg Ainewetsch 10 km SSW Bahar Dar, SEBALD 2359 STU!

Shoa Upland: Menagesha Awraja, Bole valley, MESFIN TADESSE & KAGNEW 1517 K!; Bole gorge 50 km N Addis Ababa, FRIIS et al. 1153 K!; Insarro, 25 km NE Ficce, SMEDS 508 H!; Old Portuguese Bridge, S Ficce, W. J. J. O. DE WILDE 8653 WAG! K!; Warasina, QUARTIN-DILLON & PETIT s. n. 9. 10. 1830 P!; Mussolini Pass, W. J. J. O. DE WILDE 9628 K!; Cherameda, 170 km NE Addis Ababa, TEKLE HAGOS 201 K!; Addis Abeba-Asmara, 30 km NE Addis Abeba, W. J. J. O. DE WILDE 7914 WAG!; Coronation hill, Menghasha, 40 km W of Ambo, ALBERS 61174 K!; Ambo-Lekemti, 40 km W of Ambo, W. J. J. O. DE WILDE 8711 WAG!; Above Guder, MOONEY 8915 K! S! FI!; 5 km NW of Güder, W. J. J. O. DE WILDE 10393 WAG!; Addis Abeba, MOONEY 5004 K!, ASH 77 K! STU!, BOULOS 11359 K!, BUSCALIONI 792 FI! 847 FI! 1697 FI! 1725 FI! 1809 FI! 1842 FI!; Managasha-Volmara, SMEDS 519 H! FI!; M. Managascia, NEGRI 492 FI!; Mt. Wuchacha, GILBERT 499 K!, FRIIS et al. 1270 K!, 1254 K!, GILBERT 23 K!, SMEDS 2427 H!; Mt. Entotto, W. J. J. O. DE WILDE 8224 WAG!, FRIIS et al. 1176 K! 1304 K!, BUSCALIONI 675 FI! 745 FI!; 5 km NW of Addis Ababa, W. J. J. O. DE WILDE 5968 WAG!; Akaki, BUSCALIONI 1942 FI! 1966 FI!; Akaki, Errer, BUSCALIONI 1758 FI!; Addis Abeba, near Dessie Road, SCOTT 12 K!; Colonna di Entotto, NEGRI 268 FI! 1398 FI!; Kobobe, 13 km E Addis Ababa, AMBJÖRN 107 S!; Mount Fure, ASH 2667 K!; Debre Zeit, Hara Lake, HOVDA s. n. 8. 1971 UPS!; Mt. Zuquála, SCOTT, oct. 1926 K!; Lake Uanci, SMEDS 2458 H!; Guraghe, Jetabon daaget, SMEDS 1294 H!; Bishoftu, 20 km SE Addis Abeba, SMEDS 99 H! 189 FI!, BENEDETTO 49 FI!; Lake Arakit, 63 km E of Wollenchite, ASH 2726 K! STU!

Arssi: Lago Zuai, NEGRI 879 FI!; Aselle, SMEDS 35 H!, MOONEY 5120 K!; Cilalo, 10 km E of Aselle, SMEDS 83 H! 99 H! 100 H!; Mt. Chillalo, SCOTT 12. 11. 1926 K!, MOONEY 5167 K!; Galama Mts. 30 km ESE of Asella, HEDBERG 4170 UPS! K!; Mt. Boroluccu, 30 km SE of Asella, W. J. J. O. DE WILDE 9106 WAG! K! B! H! UPS!; Asella-Bekoji, 61 km from Asella, WESTPHAL 3104 WAG!; Mt. Cacca, MOONEY 5293 K! 5294 K!

Bale Upland: Rira, MOONEY 8348 K!; Mt. Fasil near Goba, SMEDS 322 H!

Harerghie Upland:! Ahmar Mts. near Cobo, BURGER 2024 K!; Harar-Addis Ababa, WELLBY, Oct. 1898 K!; Dangago, 15 km SE of Dire Dawa, BURGER 951 K!; Harar, GILLETT 5014 K! FI!, Imp. Eth. Coll. Agr. Med. Arts F–83 K! G–1 K!; Alemaya-Kulubi, 23 km from Alemaya, WESTPHAL 837 WAG!; Dengego Mts., JANSEN 3366 WAG!; Kersa, JANSEN 2965 WAG!; Kulubi, J. J. F. E. DE WILDE 4204 WAG! B!; Deder-Harawacha, 23 km from Deder, WESTPHAL 2526 WAG!; Yuka, GILLETT 5406 K!; Road to Feddis, JANSEN 1721 WAG! 4435 WAG!; Asbe Tafari-Kulubi, 65 km from Asbe Tafari, JANSEN 1298 WAG!; Alemaya-Harar, WESTPHAL 937 WAG!; Mount Kondudo S of Harar, JANSEN 4485 WAG!, BURGER 1241 K!; Gara Mullata, J. J. F. E. DE WILDE 4779 WAG! B!; 4407 WAG! B!, BURGER 24. 11. 1962 K! FI!; S of Kembolcha, SEEGELER 2891 WAG!

Keffa: Addis Ababa-Jimma, 239 km from Addis, GILBERT 3 K!; 90 km NE of Jimma, W. J. J. O. DE WILDE 6850 WAG! K! B!; Jimma, Jimma Agric. Techn. College C–79 K!; 6 km SW of Jimma, W. J. J. O. DE WILDE 9290 WAG!; Giren, FRIIS et al. 1568 K!; Mt. Maigudo, FRIIS et al. 486 K!

Sidamo: Awasa-Shashamane, 8 km from Awasa, WESTPHAL 2606 WAG!; 10 km SE of Hagere Selam, W. J. J. O. DE WILDE 10303 WAG!; 22 km N of Kebre Mengist on the road to

Abb. 16. *S. punctata* (Benth.) Briquet; Holotypus der *Micromeria quartiniana* Richard, Quartin-Dillon s. n., Äthiopien, Dobra-Sina, P.

Abb. 17. *S. punctata* (Benth.) Briquet; Isotypus der *Micromeria schimperi* Vatke, SCHIMPER 576, Äthiopien, Anadehr, E.

Agere Selam, FRIIS et al. 1062 K!; Adola, ERIKSSON 671 S!; Mega, MOONEY 9791 WAG!, GILLETT 14229 K! B!, CORRADI 5425 FI!; Mega, Monte Pelato, CORRADI 5315 FI! 5320 FI!
Abyssinia: SCHIMPER 769 K!, SCHIMPER 792 K!, SALT s. n. BM!, SCHIMPER 709 (Omae) K!

Bemerkungen

Nach der Zahl der Belege zu schließen dürfte *S. punctata* die häufigste Art der Gattung in Äthiopien sein. Sie ist morphologisch äußerst variabel. Es gibt typische aufrecht wachsende Formen mit großen lederigen eiförmigen Blättern, es gibt niederliegende Formen mit dünnen Zweigen und schmalen kleinen Blättchen und Formen mit dünneren Blättern, die an *Hypericum* erinnern. Auch die Kelche variieren, besonders in der Größe. Es scheint kaum möglich zu sein, daraus besondere Sippen gegeneinander abzugrenzen.

RICHARD (1850: 190) beschrieb neben *Micromeria punctata* zusätzlich *M. quartiniana* hautpsächlich auf Grund der Einjährigkeit der Sippe. Morphologisch gehört der Holotypus in Paris (Abb. 16) klar zum Formenkreis von *S. punctata*. Da die Belege wenig von der Wurzel entwickelt haben, hielt sie RICHARD wohl für einjährig. Es ist auch möglich, daß sie einjährig waren, doch reicht das in diesem Fall nicht für die Eigenständigkeit als Art aus. Auch bei *S. abyssinica* finden wir beispielsweise zweifelsfreie einjährige und daneben verholzte mehrjährige Exemplare. RICHARD gibt ferner an, die Kelche seien 10nervig. Das ist nicht richtig, es sind stets 13 Nerven zu sehen. Meiner Ansicht nach kann man daher *M. quartiniana* nicht von *M. punctata* trennen.

VATKE (1872: 326) beschrieb neu *M. schimperi* und kennzeichnete sie durch dünne Zweige, getrennte Blütenquirle und kleine Blüten. Mit den bei WALTHER & WALTHER (1957) genannten Merkmalen und einigen von ihnen bestimmten Belegen habe ich lange Zeit versucht, *M. schimperi* und *M. punctata* zu trennen. Nachdem ich aber den Isotypus von *M. schimperi* aus Edinburgh (E) gesehen hatte, war mir gleich die Ähnlichkeit mit dem Holotypus der *M. punctata* (BM) aufgefallen (vergleiche Abb. 17). Nach Durchsicht sehr zahlreicher Belege aus Florenz (FI und FT) glaube ich nicht, daß sich beide Sippen als Arten trennen lassen.

Die einzige einigermaßen gut von *M. punctata* s. str. abtrennbare Sippe ist *M. ovata*. Mit der charakteristischen starken Behaarung, der anderen Blattform und den oft deutlich gestielten Cymen ist sie zu umschreiben. In manchen Fällen ist aber eine Entscheidung trotzdem schwierig. Ich halte es daher für besser, diese Sippe als Unterart zu *S. punctata* zu stellen. In der Verbreitung beschränkt sie sich auf das nordöstliche Afrika; sie fehlt schon in den südlichen Teilen von Äthiopien. Die Einstufung zur Unterart scheint daher angemessener als die zur Varietät. Möglicherweise muß auch *M. purtschelleri* Gürke in die breit gefaßte *M. punctata* eingeschlossen werden. Auch BAKER (1900: 452) und später KILLICK (1961: 436) haben dies für richtig, CUFODONTIS (1962a: 823) für wahrscheinlich gehalten. Doch sollte dies durch eine besondere Untersuchung aus dem Gebiet, wo der Holotypus gesammelt wurde (Kilimandscharo), erhärtet werden.

4.7.1. *Satureja punctata* (Bentham) Briquet subsp. *ovata* (Bentham) Seybold **comb. nov.**

Basionym: *Micromeria ovata* Bentham, Lab. gen. spec. 377, 1834.
Synonyme: *Satureja ovata* (Benth.) Pichi-Sermolli, Miss. Stud. Lago Tana 7: 124, 1951;
Micromeria ovata Benth. var. *cinereotomentosa* Richard, Tent. fl. abyss. 2: 189, 1850;

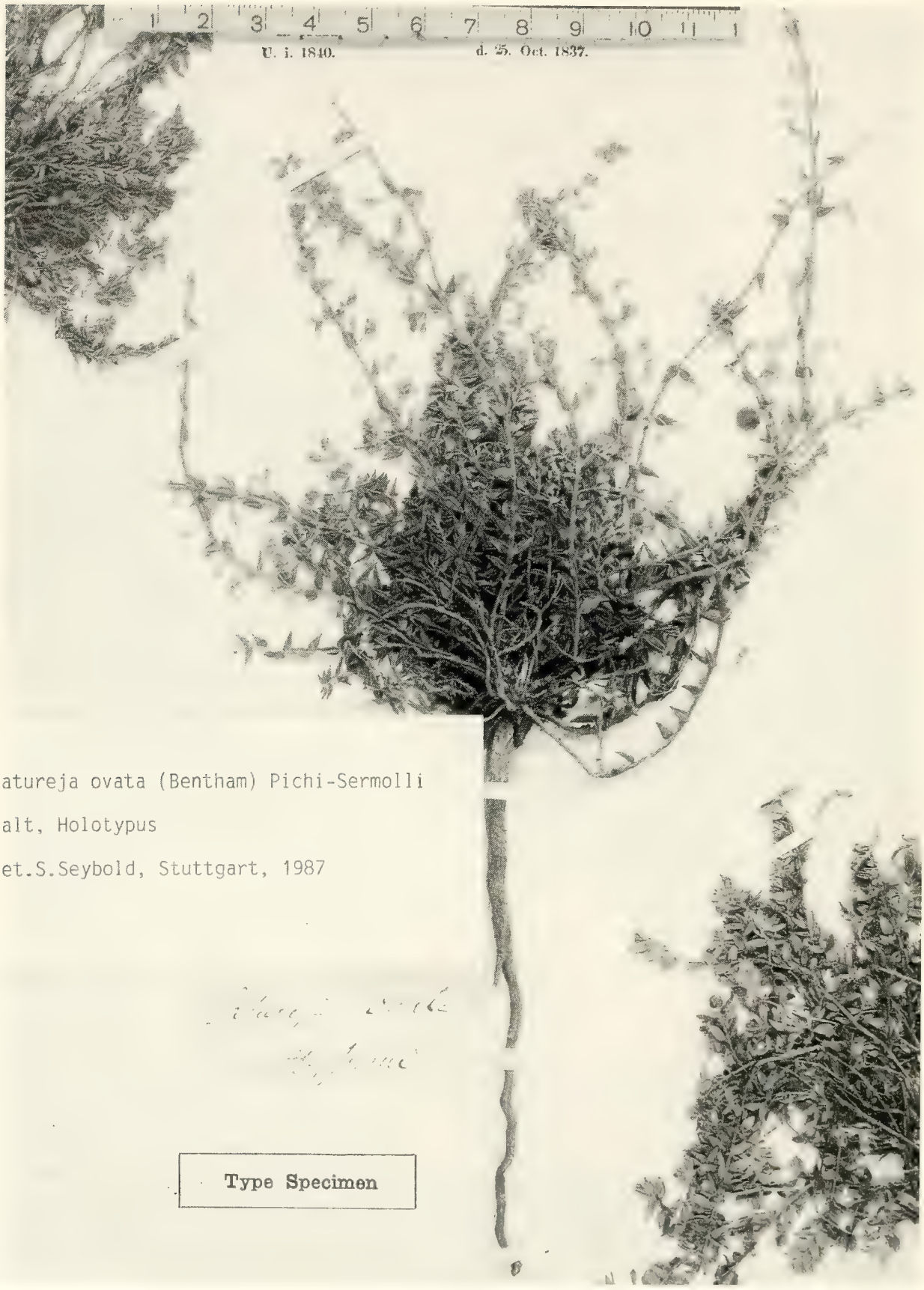


Abb. 18. *S. punctata* subsp. *ovata* (Benth.) Seybold; Holotypus der *Micromeria ovata* Bentham, SALT s. n., Abessinien, BM. – Das große Exemplar in der Mitte.

Satureja ovata (Benth.) Pichi-Sermolli var. *cinereotomentosa* (Rich.) Pichi-Serm., Miss. Stud. Lago Tana 7: 124, 1951;
Micromeria biflora (Ham. ex Don) Benth. var. *cinereotomentosa* (Rich.) Chiovenda, Nuov. giorn. bot. ital. N. S. 26: 163, 1919;
Satureja biflora (Ham. ex Don) Briq. var. *cinereotomentosa* (Rich.) Cufodontis, Bull. J. Bot. Brux. 32, Suppl. 822, 1962 und 39 (4) Suppl. S. XXXI, 1969.

Typus: SALT, Abessinien (BM), **Abb. 18.**

Volksnamen: Zaudewado, zodoato (SCHIMPER, Okt. 1837, S).

Beschreibung: Kleiner, etwa 10–20 cm hoher Strauch mit zahlreichen, dünnen Ästen, Internodien kurz, Stengel daher dicht mit Blättern besetzt, Äste aufrecht oder aufsteigend, Stengel dicht behaart; Blätter schmal eiförmig bis eiförmig-dreieckig, am Grunde gestutzt, kurz gestielt oder sitzend, dicht abstehend behaart, besonders auf der Unterseite, Blattrand ganzrandig, umgerollt, Blattspreite 5–10 mm lang und 2–3 mm breit; Blütenstand meist nicht abgesetzt, Blüten in 2–3blütigen, kurz, seltener lang gestielten Cymen, Cymen zahlreich, Kelche die pfriemlichen Brakteen etwas überragend; Kelche 2,5–5,0 mm lang, Zähne 0,5–1,0 mm lang, gerade vorgestreckt, etwas ungleich, am Schlund mit weißen Haaren; Blütenkrone etwa 7–10 mm lang, violett, rosa oder weiß, Unterlippe mit 3 abgerundeten Lappen, Oberlippe kürzer als die Unterlippe, ausgerandet, Krone trichterförmig-röhrig, Staubblätter 4, die längeren 2 etwa so lang wie die Oberlippe und wie der Griffel.

Ökologie: An Felsen, an steinigen Hängen, auf Weideland, von 1800 bis 3700 m.

Blütezeit: April bis Juni oder September bis Dezember.

Verbreitung: Äthiopien, Dschibuti. Verbreitung bisher nur ungenau bekannt.

Fundorte

Eritrea West: Ocule Cusai, Bosco dell'Assarè presso Halai, PAPPI 1984 FI!; Halai, PAPPI 3904 FI! 5248 FI!; Zoho gannochi vicino Saganeiti, BALDRATI 3989 FI!; Saganeiti vers Selet, SCHWEINFURTH & RIVA 959 S!; Selet-Saganeiti, PAPPI 3773 FI!; Scimenzana, monti presso Senafè, PAPPI 816 FI!; Assaorta, Monte Dijot, PAPPI 2959 FI! 5771 FI!; Assaorta, Bosco del Caribozzo, PAPPI 2863 FI!

Tigray Upland: In praeruptis superioris partis septentrionalis montis Scholoda, SCHIMPER 12, 25. 10. 1837 BM! B! S! UPS! K!; in latere boreali montis Scholoda, SCHIMPER 1859, 7. 10. 1842 BM! K!; Distr. Urahut, Prov. Agame, SCHIMPER 591, 1862 K! E! GB!; Adigrat, TEKLE H. HAGOS 168 K!; Adigrat-Axum, 23 km W (!) Adigrat, SEEGELER 2162 WAG!

Gonder: Debr' Eski, SCHIMPER 2401 (12), 19. 10. 1850, S!; Oved Jerad, QUARTIN-DILLON s. n. K!; Hochsemyen, am Mätälal-Paß, SEBALD 1226 STU! 1227 STU!; Simen Awraja, Limalimo, ca. 10–25 km from Debark toward Addi Arkai, MESFIN TADESSE & KAGNEW 1878 K!; Semien Mts., Sankaber on road to Addis Gey, J. J. F. E. DE WILDE & GILBERT 224 WAG! K! UPS!; Amhara-Dembià, presso Gondar, CHIOVENDA 1243 FI!; 1,5 km N Gonder on road to Axum, SEEGELER 2200 WAG!

Wello Upland: Lalibela, WILLEMSE 9577/17 K!; Aischätn Amba 5 km SE Lalibela, SEBALD 2095 STU!; 3 km SE Lalibela, am Weg nach Aischätn Mariam, SEBALD 2023 STU!; Azewagedel mountain, 2 km E of Desse, SUTHERLAND 165 UPS! 201 UPS!

Gojjam: Debre Markos Awraja, 5 km N Dejen, MESFIN TADESSE & KAGNEW 1639 K!

Shoa Upland: 25 km W of Ambo, near Güder, W. J. J. O. DE WILDE 8744 K! WAG! H!; Ambo, RANKIN 1, 1957 E!

Abyssinia: Tchelikote, QUARTIN-DILLON & PETIT P!; Monte Quatelé presso il villaggio di Tata, PICHI-SERMOLLI 2069 FI!; sine loco speciali: SALT s. n. BM!; SCHIMPER Nr. 4 oder 40, 1853 K!

Abb. 19. *S. unguentaria* (Schweinf.) Cufodontis; Isotypus der *Micromeria unguentaria* Schweinf., SCHIMPER 2192, Äthiopien, Dschadscha, 20 (sic!). 9. 1854, S.

Bemerkungen

Die mit *Micromeria ovata* umschriebene Sippe wurde früher manchmal zu *S. biflora* – heute *S. imbricata* – gestellt. Bei einer noch stärkeren Zusammenfassung aller Sippen dieses Komplexes ist dies auch richtig, da *S. imbricata* auf dem ältesten Namen basiert. Trennt man aber *S. punctata* von *S. imbricata*, so steht unsere Sippe der *S. punctata* näher, da sie mit dieser in der Form des Kelches stärker übereinstimmt. Ich habe sie daher als *S. punctata* subsp. *ovata* neu kombiniert. Bei der Namensgebung ist zu beachten, daß *M. punctata* und *M. ovata* in der gleichen Veröffentlichung BENTHAMS erstmals beschrieben sind und somit gleich alt sind. Ein Autor, der nur diese beiden Sippen zusammengefaßt hat, konnte nicht gefunden werden. Da aber *S. punctata* der häufiger verwendete Name ist, habe ich *M. ovata* als Unterart zu *S. punctata* gestellt und nicht umgekehrt.

4.8. *Satureja unguentaria* (Schweinfurth) Cufodontis

CUFODONTIS Enum. pl. aethiop. 824, 1962, Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 39 (4): Suppl. S. XXI, 1969.
Basionym: *Micromeria unguentaria* Schweinfurth, Beitr. Fl. Aethiop. 124, 1867, *M. longiflora* Hochst. ex Baker 1900: 453.
Synonym: *Micromeria longiflora* Hochstetter ex Baker, Fl. trop. Africa 5: 453, 1900.
Typus: SCHIMPER 2192, Abessinien, Dschadscha, 1854: Isotypus S (**Abb. 19**) und K.

Beschreibung: Kleiner, etwa 50 cm hoher Strauch, ästig, Stengel filzig behaart, dicht beblättert; Blätter länglich, schmal eiförmig oder schmal spatelförmig, keilig in einen kurzen Stiel verschmälert, ganzrandig, weißfilzig, etwa 18 mm lang und 4 mm breit; Blüten in gestielten, blattachselständigen, dreiblütigen Cymen, Stiele länger als die pfriemlichen Brakteolen; Kelche gerade, 5–6 mm lang, Zähne gerade, fast gleich lang, 1–2 mm lang; Blütenkrone violett, 15 mm lang, mit weit aus dem Kelch herausragender Röhre, Oberlippe fast gerade, kurz, zweispaltig, Unterlippe stumpf dreilappig, etwa 6 mm breit, Staubblätter 4, die längeren 2 höchstens so lang wie die Oberlippe, nur diese aus der Kronröhre herausragend.

Ökologie: Nicht näher bekannt. Von 1500–1650 m Meereshöhe beobachtet.

Blütezeit: September.

Verbreitung: Äthiopien: Gonder, Berg Dschadscha.

Bemerkungen

Von diesr Art gibt es anscheinend nur Material, das SCHIMPER selbst sammelte. Seine Nr. 112 vom Berg Dschadscha, 30. 9. 1854, sah ich von E und FI, beide Etiketten nicht in SCHIMPERS eigener Schrift. Von seiner Nr. 2192 gibt es solche mit dem Datum des 20. 9. 1854, andere vom 30. 9. 1854, jeweils ebenfalls vom Berg Dschadscha und alles einheitliches Material. Nach GILLETT (1972) soll es sich bei der Örtlichkeit um den Berg Sciaha W Tacasse handeln. In S findet sich ein Exemplar (Nr. 2192) in der Handschrift SCHIMPERS (Abb. 19). Das Datum ist sowohl als 20. wie als 30. September zu lesen; richtiger scheint mir der 20. September zu sein. Obwohl SCHWEINFURTH (1867) bei der Beschreibung seiner *M. unguentaria* keine Nummer von SCHIMPER nennt sondern nur das Datum (30. 9. 1854), so ist doch durch BAKER (1900: 453) und durch ein wohl von VATKE geschriebenes Etikett in K relativ sicher, daß der Holotypus zur Nr. 2192 gehört hat. Er dürfte in Berlin verbrannt sein, Isotypen finden sich in K und S.

Abb. 20. Die Verbreitung von *Satureja paradoxa* (Vatke) Engler ex Seybold.

5. Sonstige Arten

Satureja ellenbeckii Gürke

GÜRKE Bot. Jahrb. 36: 129, 1905.
Synonym: *Micromeria ellenbeckii* (Gürke) Chiovenda in L. A. DI SAVOIA-AOSTA, La esplorazione dello Uabi-Uebi Scebeli . . ., p. 443, Milano 1932.
Typus: ELLENBECK 533, M. Gara Mullata, B.

Bemerkung

Von der Aufsammlung ELLENBECK 533 scheint kein Exemplar mehr vorhanden zu sein. Der Holotypus ist in Berlin verbrannt. Wahrscheinlich gehört die Art aber in die Synonymie von *S. imbricata* (siehe dort), denn die Beschreibung weicht nicht wesentlich von ihr ab, und *S. imbricata* kommt am angegebenen Ort vor.

6. Literatur

AGNEW, A. D. Q. (1974): Upland Kenya wild flowers. A flora of the ferns and herbaceous flowering plants of Upland Kenya. I–IX, 1–827 pp.; Oxford.

AVETTA, C. (1890): Quarta contribuzione alla flora dello Scioa. – Nuov. giorn. bot. ital. **22**: 234–239; Firenze.

– (1897): Contribuzioni allo conoscenza della flora dell' Africa orientale. IV. Materiali per la flora dello Scioa. – Ann. Ist. bot. Roma **6**: 44–66, Taf. III–IV; Roma.

BAKER, J. G. (1900): Labiatae. – *In*: W. T. T. THISELTON-DYER (ed.): Flora of Tropical Africa **5**: 332–502; Ashford.

BALFOUR, J. B. (1888): Botany of Socotra. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh **31**: I–XIX, 1–446; Edinburgh.

BENTHAM, G. (1832–1836): Labiatarum genera et species: or, a description of the genera and species of plants of the order Labiatae; with their general history, characters, affinities, and geographical distribution. LXVII + 783 pp.; London.

– (1848): Labiatae. – *In*: A. DE CANDOLLE (ed.): Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis **12**: 27–603; Paris.

BRENAN, J. P. M. (1954): Plants collected by the Vernay Nyasaland Expedition of 1946 (Continued from Volume 8 Page 506). – Mem. New York bot. Gard. **9** (1): 1–132; New York.

BRIQUET, J. (1896): Stachyoideae-Melissinae. – *In*: A. ENGLER & K. PRANTL (Hrsg.): Die natürlichen Pflanzenfamilien **IV 3a**: 292–306; Leipzig.

CHIOVENDA, E. (1919): Le piante raccolte dai prof. G. DAINELLI e O. MARINELLI in Eritrea nel 1905–06. – Nuov. Giorn. Bot. Ital. (N. S.) **26**: 147–168; Firenze.

– (1932): Fanerogame. – *In*: L. A. DI SAVOIA-AOSTA (ed.): La esplorazione dello Uabi-Uebi Scebeli dalle sue sorgenti nella Etiopia Meridionale alla Somalia Italiana (1928–29): 381–463, Taf. I–XII; Milano, Roma & Verona.

CODD, L. E. (1985): Lamiaceae (Labiatae). – *In*: Flora South Africa **28** (4): IX + 247 pp.; Pretoria.

CUFODONTIS, G. (1962a): Labiatae. – *In*: Enumeratio plantarum Aethiopiae. Spermatophyta (sequentia) – Bull. Jard. Bot. Etat. Brux. (Suppl.) **32**: 773–827; Bruxelles.

– (1962b): Systematische Bearbeitung der in Süd-Äthiopien gesammelten Pflanzen. – Senckenb. biol. **43** (4): 273–300, Taf. 21–28; Frankfurt a. M.

– (1962c): Beitrag zur Flora von Godjam. – Senckenb. biol. **43** (4): 301–330; Frankfurt a. M.

DOROSZENKO, A. (1986): Taxonomic studies on the *Satureja* complex (Labiatae). – Dissert. Edinburgh (unpubl.).

ENGLER, A. (1910): Die Pflanzenwelt Afrikas insbesondere seiner tropischen Gebiete. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Afrika und die Charakterpflanzen Afrikas. – Die Vegetation der Erde **9**: I–XXVIII, 1–1027; Leipzig [Reprint Vaduz 1976].

FRIIS, I., RASMUSSEN, F. N. & K. VOLLESEN (1982): Studies in the flora and vegetation of southwest Ethiopia. – Opera bot. **63**: 1–70; Copenhagen.

GILLETT, J. B. (1972): W. G. SCHIMPERS's botanical collecting localities in Ethiopia. – Kew Bull. **27** (1): 115–128; London.

GREUTER, W. & TH. RAUS (1984): Med-Checklist Notulae 10. – Willdenowia **14**: 299–308; Berlin.

HEDBERG, O. (1957): Afroalpine vascular plants. A taxonomic revision. – Symb. bot. Upsal. **15** (1): 1–411, Taf. 1–12; Uppsala.

– (1962): Mountain plants from southern Ethiopia, collected by Dr. JOHN ERIKSSON. – Arkiv Bot. **4** (13): 421–435; Uppsala.

KILLICK, D. J. B. (1961): South African species of *Satureia*. – Bothalia **7**: 435–437; Pretoria.

PICHI-SERMOLLI, R. (1951): Ricerche Botaniche, parte I. – *In*: Missione di Studio al Lago Tana 7; Accad. Naz. dei Lincei, Roma.

RICHARD, A. (1850): Tentamen florae abyssinicae . . . Band. 2: I–V, 1–518; Paris.

SCHWEINFURTH, G. (1867): Beitrag zur Flora Aethiopiens. I–XII, 1–311 S.; Berlin.

SEBALD, O. (1972): Beitrag zur Floristik Äthiopiens III. Ericaceae – Campanulaceae (Ergebnisse der botanischen Reisen OSKAR SEBALDS 1966 und 1968, Nr. 7). – Stuttg. Beitr. Naturk. **244**: 1–41; Stuttgart.

VATKE, W. (1872): Labiatae abyssinicae collectionis nuperrimae schimperianae enumeratae. – Linnaea **37**: 313–332; Berlin.

WALTHER, E. & K. WALTHER (1957): Systematische Studien an *Micromeria biflora* Benth. aus Afrika. – Mitt. thür. bot. Ges. **1** (4): 1–12; Jena.

WICKENS, G. E. (1976): The Flora of Jebel Marra (Sudan Republic) and its geographical affinities. – Kew Bull. (Add. Ser.) **5**: 1–368; London.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. SIEGMUND SEYBOLD, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 422	23 S.	Stuttgart, 15. 11. 1988

Revision der Gattung *Sarothrias* mit Bemerkungen zur Familie Jacobsoniidae (Coleoptera)

Revision of the Genus *Sarothrias* with Remarks on the Family Jacobsoniidae (Coleoptera)

Von Ivan Löbl und Daniel Burckhardt, Genève

SMITHSONIAN
JAN 1 0 1989

Mit 38 Abbildungen

Summary

The revised genus *Sarothrias* comprises 8 species, three of which are described as **new:** *S. crowsoni* from Sabah, *S. fijianus* from Fiji, and *S. lawrencei* from Australia (Queensland). A key to all species is provided and revised diagnoses are given for *Sarothrias, Saphophagus,* and *Derolathrus.* **New synonymies** are proposed for one subfamily and two genera, causing 5 new combinations. Lectotypes are designated for 3 species. The taxonomic relationships of the Jacobsoniidae are briefly discussed; the three genera included are linked mostly by primitive characters, and no convincing synapomorphies could be found which makes the holophyly and the systematic position of the Jacobsoniidae doubtful.

Zusammenfassung

Nach der vorliegenden Revision umfaßt die Gattung *Sarothrias* 8 Arten, wovon 3 **neu** sind: *S. crowsoni* von Sabah, *S. fijianus* von Fidschi und *S. lawrencei* von Australien (Queensland). Es werden ein Schlüssel zu allen Arten und revidierte Gattungsdiagnosen von *Sarothrias, Saphophagus* und *Derolathrus* gegeben. Eine Unterfamilie und zwei Gattungen werden **neu synonymisiert,** was 5 **neue Kombinationen** bedingt, und für 3 Arten werden Lectotypen fixiert. Die taxonomischen Verhältnisse der Jacobsoniidae werden kurz diskutiert; die drei dazu gestellten Gattungen sind hauptsächlich durch primitive Merkmale verbunden. Es konnten keine überzeugenden Synapomorphien gefunden werden, so daß die Holophylie der Jacobsoniidae und deren Stellung im System ungewiß bleiben.

Inhalt

1. Einleitung 2
2. Material 3
3. Dank 3
4. Systematischer Teil 3
   4.1. Allgemeines 3

4.2. *Sarothrias* Grouvelle (mit Bestimmungstabelle der Arten) 3
4.2.1. *Sarothrias crowsoni* **sp. n.** 7
4.2.2. *Sarothrias eximius* Grouvelle 8
4.2.3. *Sarothrias fijianus* **sp. n.** 9
4.2.4. *Sarothrias bournei* Slipinski 10
4.2.5. *Sarothrias indicus* Dajos 10
4.2.6. *Sarothrias dimerus* (Heller) 11
4.2.7. *Sarothrias lawrencei* **sp. n.** 11
4.2.8. *Sarothrias papuanus* Slipinski 16
4.3. *Saphophagus* Sharp 16
4.4. *Derolathrus* Sharp 20
5. Diskussion 22
6. Literatur 22

1. Einleitung

Die Gattung *Sarothrias* umfaßt bis heute 5 Arten, die, außer der Typusart, alle nur vom Holotypus bekannt sind. Es ist deshalb nicht erstaunlich, daß man so gut wie nichts über ihre Lebensweise weiß, und daß die bestehenden Beschreibungen zu wenig genau sind, um über verwandtschaftliche Verhältnisse Schlüsse ziehen zu können. Die Entdeckung zwei weiterer Arten von *Sarothrias* in Sabah und in Queensland, vertreten in einer Anzahl von Individuen, ermöglichte genauere morphologische Untersuchungen, die zur vorliegenden Revision nötig waren.

Die Gattung *Sarothrias* wurde von Grouvelle (1918) für eine Art aus den Seychellen errichtet und zu den Colydiidae gestellt. Heller (1926) beschrieb wenige Jahre später die Gattung *Jacobsonium* für eine Art aus Sumatra. Er ordnete die Gattung der neuen Familie Jacobsoniidae zu, die er provisorisch in die Nähe der Rhysodidae stellte. In einer späteren Arbeit (Heller, 1927) diskutierte er eine eventuelle Synonymie von *Jacobsonium* und *Sarothrias*, die er aber wegen Unterschieden, die er aus den Beschreibungen zog, ablehnte. Weitere drei *Sarothrias*-Arten wurden von Dajoz (1978) aus Indien und von Slipinski (1986) aus Neu-Britannien und Papua Neuguinea beschrieben.

Crowson (1955) untersuchte die Gattung *Sarothrias* im Hinblick auf ihre Verwandtschaft. Er errichtete die Familie Sarothriidae für die beiden Gattungen *Sarothrias* und *Saphophagus* Sharp und stellte die Familie provisorisch zu den Dermestoidea. Dabei synonymisierte er auch *Jacobsonium* mit *Sarothrias*. Später untersuchte Crowson (1959) Larven von *Saphophagus* und bestätigte damit seine frühere Klassifizierung. Lawrence & Hlavac (1979) und Lawrence (1980, 1982; in litt.) fügten 3 weitere Gattungen zu den Jacobsoniidae: *Derolathrus* Sharp, *Lathridiomorphus* Franz und *Gomya* Dajoz. *Derolathrus* wurde in den Colydiidae anhand einer Art von den Sandwich-Inseln beschrieben (Sharp & Scott, 1908), *Lathridiomorphus* in der gleichen Familie für eine Art aus den Kanarischen Inseln (Franz, 1969), und *Gomya* in den Lathridiidae für eine Art aus Mauritius (Dajoz, 1973). Dajoz (1977) schloß eine Gattung *Lathridiomimus* Franz aus den Colydiidae aus, ohne jedoch zu sagen, wohin die Gattung gestellt werden solle; mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich dabei um *Lathridiomorphus*. Grouvelle & Raffray (1912) beschrieben *D.sharpi* aus Guadeloupe, Rücker (1983) fügte zu *Gomya* eine weitere Art aus Madeira, und Sen Gupta (1979) beschrieb je eine neue Art von Fidschi und von Sri Lanka. Er diskutierte die nahe Verwandtschaft von *Gomya* zu *Derolathrus*, ohne jedoch die beiden zu synonymisieren und errichtete die Unterfamilie Derolathriinae in den Merophysiidae für die beiden Gattungen.

2. Material

Material aus folgenden Sammlungen wurde untersucht: Australian National Insect Collection, CSIRO, Canberra (*ANIC*); – British Museum (Natural History), London (*BMNH*); – California Academy of Sciences, San Francisco (*CAS*); – Department of Scientific and Industrial Research, Auckland (*DSIR*); – Muséum d'Histoire naturelle, Genève (*MHNG*); – Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (*MNHN*); – Queensland Department of Primary Industries, Mareeba (*QDPI*); – Queensland Museum, Brisbane (*QM*); – Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (*SMNS*).

Von allen nominellen Arten wurden primäre Typen untersucht, außer von *Lathridiomorphus anophthalmus* Franz, wo Paratypen vorlagen, und *Jacobsonium dimerum* Heller, wo der Typus zerstört ist; diese Art ist uns nur aus der Literatur bekannt.

3. Dank

Folgenden Kollegen möchten wir herzlich für die Ausleihe von Material und für wertvolle Informationen und Diskussionen danken: N. Berti (MNHN), R. Craw (DSIR), R. A. Crowson (Glasgow), H. Franz (Wien), L. Jessop (BMNH), D. H. Kavanaugh (CAS), R. Krause (Dresden), J. F. Lawrence (ANIC), G. B. Monteith (QM), R. D. Pope (BMNH). Das Habitusbild von *S. lawrencei* stammt von A. M. Hastings (Canberra) und die EM-Photographien wurden von D. Agosti, Entomologisches Institut, und R. Hermann, Laboratorium für Elektronenmikroskopie I, ETH Zürich, angefertigt.

4. Systematischer Teil

4.1. Allgemeines

Jacobsoniidae

Jacobsoniidae Heller, 1926: 127. – Typusgattung: *Jacobsonium* Heller.

Sarothriidae Crowson, 1955: 75. – Typusgattung: *Sarothrias* Grouvelle. Beschrieben als Synonym von Jacobsoniidae.

Derolathriinae (sic) Sen Gupta, 1979: 692. – Typusgattung: *Derolathrus* Sharp. **Syn. n.**

4.2. *Sarothrias* Grouvelle (mit Bestimmungstabelle der Arten)

Sarothrias Grouvelle, 1918: 7. – Typusart: *Sarothrias eximius* Grouvelle, durch Monotypie.

Jacobsonium Heller, 1926: 126. – Typusart: *Jacobsonium dimerum* Heller, durch ursprüngliche Festlegung und Monotypie. Synonymisiert von Crowson, 1955: 75.

Beschreibung

Körper kahnförmig (Abb. 4, 9), 1,7–2,4 mm lang, robust, stark sklerotisiert, stellenweise oder fast überall von Sekretionen bedeckt. Punktierung kräftig (Abb. 1–2), aus funktionellen (Mündung mit einem Kranz nach innen gerichteter, kutikulärer, stäbchenförmiger Fortsätze) oder nicht funktionellen Mündungen der Sekretionsporen bestehend. Makroskopisch sichtbare (Vergrößerung ×100) Behaarung der Körperoberseite auf einige modifizierte Haare auf den Elytren (Abb. 2–3), bei *S. crowsoni* auch auf dem Pronotum (Abb. 2), beschränkt; zudem befindet sich bei jeder Pore ein damit assoziiertes, nur im mikroskopischen Präparat sichtbares, winziges Härchen. Submentum, Eindruck des Mentums, Grübchen des Meso- und Metasternums, Metasternum medioapikal, 1. Ventrit, Seitenränder der Ventrite 2–4 und Apikalwulst des Ventrits 5 tomentiert.

Kopf (Abb. 1) dick, robust, mit den Augen breiter als lang, schräg nach unten geneigt. Frons vorne eingesenkt. Clypeus apikal breit abgerundet, nicht gerandet; frontoclypeale Naht gut entwickelt, oft mit Sekretionen überdeckt. Antenneninsertion lateral, vor den Augen gelegen, von dorsal verdeckt. Vertex über Antennenin-

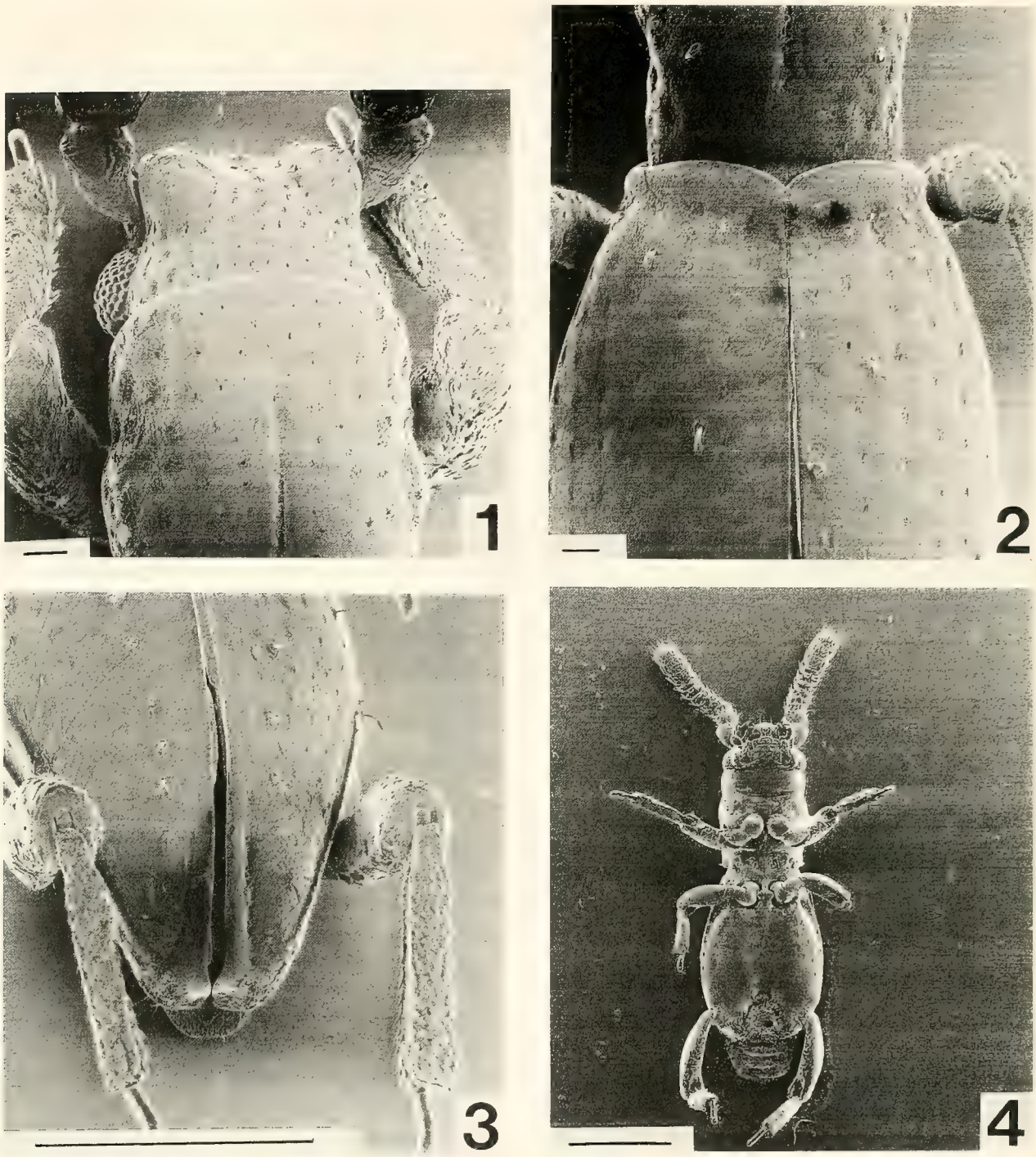
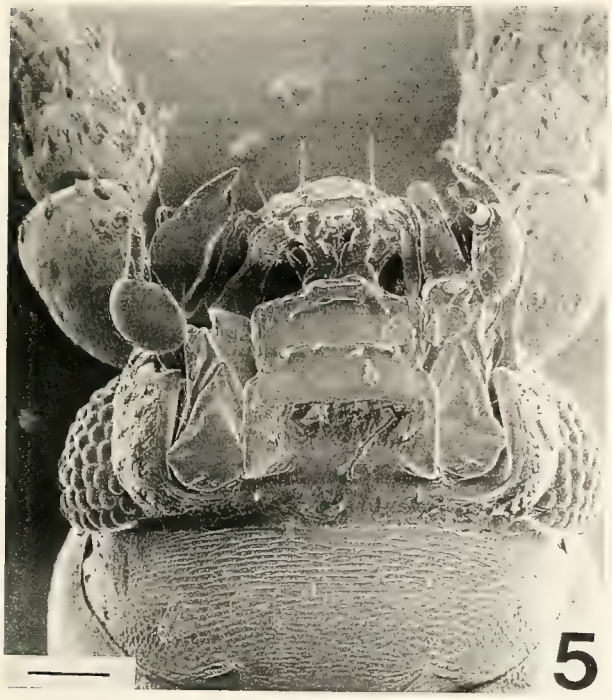
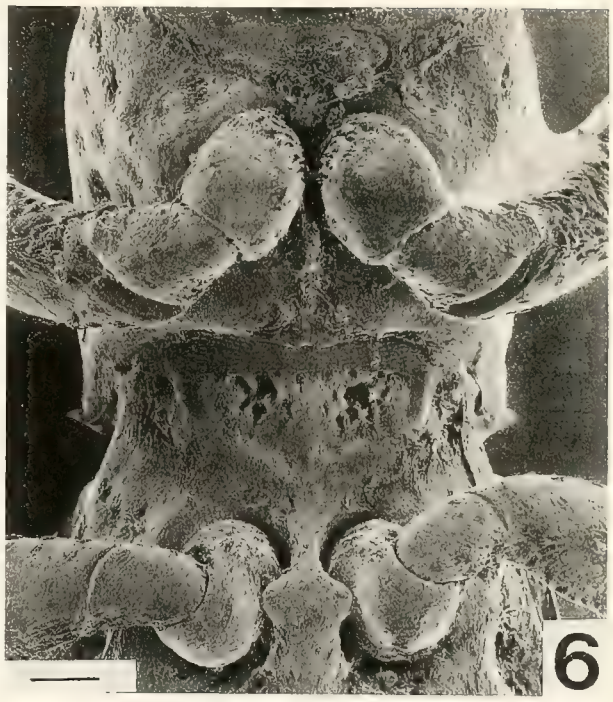


Abb. 1–4. *Sarothrias crowsoni* sp. n. – 1. Kopf und Apikalteil des Pronotums, – 2. Basalteil des Pronotums und der Elytren, – 3. Apikalteil der Elytren, – 4. Ventralansicht. – Maßstab: 0,05 mm (Ab. 1–2); 0,5 mm (Ab. 3–4).

sertion wulstartig erhöht; Schläfen kurz, in Dorsalansicht fast oder vollständig vom Pronotum überdeckt. Augen groß, halbkugelig. Mundwerkzeuge (Abb. 5) klein. Labrum schmal, vertikal. Mandibel (Abb. 10) mit zwei apikalen Zähnchen und gut entwickelter Mola und Prostheca. Maxillen (Abb. 11) mit schlanker Galea und Lacinia, Maxillarpalpen 4gliedrig: Glied 1 klein, schlank; Glied 2 groß, oval, glatt; Glied 3 sehr kurz, ringförmig; Glied 4 schlank, gegen den Apex leicht verjüngt. Labialpalpen (Abb. 5) 3gliedrig mit kurzem 2. und dünnem 3. Glied. Mentum mit tiefem, tomentiertem Quereindruck. Submentum sehr kurz, eingedrückt. Gula groß, ohne Längsnähte. Antennen (Abb. 4, 9) 11gliedrig, robust. Scapus gebogen, apikal verdickt. Pedicellus größer als die Geißelglieder, breiter oder etwa so breit wie lang. Glieder 2 bis 10 oder 11 mit einem Kranz abstehender, breiter Borsten.





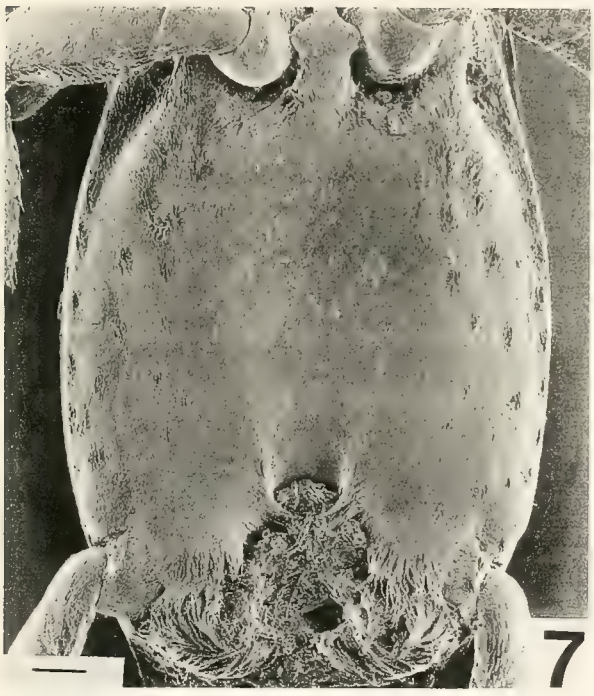


Abb. 5–8. *Sarothrias crowsoni* sp. n. – 5. Kopf ventral, – 6. Pro- und Mesosternum, – 7. Metasternum, – 8. Apikalteil des Metasternums und Abdomen (ohne Apikalsegmente). – Maßstab: 0,05 mm.

Glieder 3–10 napfförmig. 2–3 Apikalglieder größer als die Geißelglieder, eine mehr oder weniger undeutliche Keule bildend. Endglied am Apex breit gerundet.

Pronotum (Abb. 1, 9) subzylindrisch, etwa 1,5mal so lang wie breit. Notum ohne Abgrenzung in pleuralen Teil übergehend, mit dorsaler Medianfurche und je einem vertikalen Wulst in der Mitte der Seiten. Basal- und Apikalecken abgerundet.

Scutellum (Abb. 2) klein, verdeckt.

Elytren (Abb. 2, 9) kahnförmig. Epipleuren undeutlich. Basis wulstartig erhöht, mit subbasalem Eindruck und 4 Grübchen. Vorderecken abgerundet. Apikalteil median und lateral verflacht; Apex (Abb. 3, 21) senkrecht gestellt und verflacht. Nahtstreifen nur im Apikalteil entwickelt. Punkte in 8–9 Längsreihen geordnet, die apikal zusammenfließen oder verkürzt sind. Die Oberfläche zeigt, vor allem im mi-

kroskopischen Präparat, eine zellige Struktur (Abb. 21); in der Mitte jeder Zelle befindet sich eine funktionsfähige oder nicht funktionsfähige Pore mit einem winzigen, mikroskopischen Haar; zwischen den Zellen stehen die vereinzelten, flachen, modifizierten Haare.

Flügel mit 3 Längsadern, membranöser Apikalteil lang.

Prosternum (Abb. 4, 6, 20) groß, lateral nicht vom pleuralen Teil des Prothorax getrennt. Coxalhöhlen rundlich, in der Mitte liegend, nach innen offen; Medianprozeß sehr schmal.

Mesosternum (Abb. 4, 6, 22) ohne sichtbare Mesepimera. Medianfortsatz mäßig breit, in der Mitte erhöht und erweitert. Mit je zwei subapikalen Sekretionsgrübchen.

Metasternum (Abb. 4, 7, 22, 23) schlank, etwa doppelt so lang wie Abdomen und viel länger als breit, ohne Coxallinien und ohne Quernaht. Gegen Mesocoxalhöhlen eingedrückt und tomentiert, mit medianem Längseindruck und je einem lateroproximalen Sekretionsgrübchen, medioapikal tief eingesenkt. Metepisternen schmal, flach. Metepimeren nicht sichtbar (mit Metepisternen verwachsen?). Metendosternit aus zwei schlanken, nach vorn divergierenden Armen bestehend, ohne medianen Stiel.

Abdomen (Abb. 4, 8, 23) sehr kurz, mit 5 von außen sichtbaren Ventriten. 1. Ventrit fest mit Metasternum verwachsen, groß, mit einem Paar großer, dicht behaarter Beulen. Zentrale Fläche zwischen den Beulen ebenfalls behaart; es handelt sich bei der Behaarung des 1. Ventrits nicht um echte, inserierte Haare (Abb. 7). 2. bis 4. Ventrit kurz, mit kantigem Rand und lateralen Tomentpunkten. 5. Ventrit groß, apikal erhöht und mit einer Reihe von Tomentpunkten. 6. sichtbares Ventrit, welches dem 8. morphologischen entspricht, ist im Körper eingezogen und trägt ein Paar Stigmen (Abb. 15, 38). ♂ Genitalsegment wie in Abb. 14, ♀ wie in Abb. 38. 7. Tergit nicht ganz doppelt so lang wie breit, am Ende gerundet, mit einer sehr feinen Längsfurche, stärker sklerotisiert als die übrigen Tergite. Spermatheca (Abb. 37) stark sklerotisiert. Aedoeagus (Abb. 16–19) stark sklerotisiert, Medianlobus schlank, gebogen, Basalstück des Tegmens schmal, proximal liegend.

Beine (Abb. 4, 9) robust und kurz. Pro- und Mesocoxen (Abb. 12) subzylindrisch, vorstehend, nahe beieinander; Procoxen mit sehr langem, eingeschlossenem Innenteil. Metacoxen sehr klein, flach, halbkugelförmig, weit voneinander getrennt. Trochanter (Abb. 12) nach apikal allmählich verdickt. Femora kräftig, distal und schräg an Trochanter anliegend, fein behaart. Tibien kräftig, lateral verflacht, etwa so lang oder kürzer als Femora, am Apex abgestutzt, fein behaart, auf der Innenseite beborstet, mit sehr kurzen Apikaldornen. Tarsen (Abb. 13) 3gliedrig, kurz; Basalglied(er) sehr kurz.

Larve unbekannt.

Lebensweise. Nach Paulian (1949) ist *Sarothrias dimerus* zweifellos termitophil; Tiere von *S. crowsoni* stammen aus Gesiebe von Laub und morschem, verpilztem Holz, was eine termitophile Lebensweise sehr unwahrscheinlich macht, und auch bei den anderen Arten fehlen konkrete Hinweise dazu.

Bemerkungen. Aufgrund des vorhandenen Materials kann nicht entschieden werden, ob der Aedoeagus Parameren trägt. Weiteres, frisches Material sollte dazu untersucht werden. Ebenso konnte die Tarsengliederzahl nicht bei allen Arten mit mikroskopischem Präparat überprüft werden. Wir vermuten, daß in Fällen, wo nur 2 Glieder makroskopisch sichtbar sind, bei mikroskopischer Untersuchung aber 3 zu finden sind.

Bestimmungstabelle der Arten der Gattung *Sarothrias*

1 Elytren bis auf einen schmalen, glänzenden Streifen entlang der Naht, der frei von Ausscheidungen ist, matt und von Sekretionen bedeckt, wie die ganze Oberseite des Körpers 2
– Elytren teilweise glänzend, nicht vollständig von Sekretionen bedeckt 5
2 Terminales Fühlerglied mit einem deutlichen Kranz breiter Borsten, wie auf Gliedern 2 bis 10. Sabah . . . . . ***S. crowsoni* sp. n.**
– Terminales Fühlerglied ohne Kranz von breiten Borsten 3
3 Epipleuralkielchen der Elytren weiter nach vorn verlaufend als das Lateralkielchen . . . 4
– Lateral- und Epipleuralkielchen etwa auf gleicher Höhe endend. Neu-Britannien . . . . . ***S. bournei*** Slipinski
4 Mediane Einsenkung des Metasternums undeutlich abgegrenzt, erst etwa ab seiner Mitte nach apikal verjüngt, von Sekretionen bedeckt und matt. Seychellen . . . . . ***S. eximius*** Grouvelle
– Mediane Einsenkung des Metasternums scharf abgegrenzt, nach apikal allmählich leicht verjüngt, seine Apikalhälfte glänzend, frei von Sekretionen. Fidschi . . ***S. fijianus* sp. n.**
5 Sekretionen auf Kopf und Pronotum sehr ausgedehnt, auf den Elytren Längsstreifen bildend, die durch glänzende Längsstreifen voneinander getrennt sind. Südindien . . . . . ***S. indicus*** Dajoz
– Oberseite des Körpers überwiegend glänzend, die von den Ausscheidungen gebildete Zeichnung auf den Elytren anders 6
6 Auf dem Apikalteil der Elytren je eine schlingenartige Tomentzeichnung. Sumatra . . . . . ***S. dimerus*** (Heller)
– Elytrenzeichnung anders 7
7 Elytren mit je 8 von der Basis ausgehenden, punktierten, zum Teil mit Sekretionen gefüllten Längsstreifen, die apikal miteinander verbunden sind; Raum zwischen dem 5. und 6. Streifen mit einer Längsreihe feiner Punkte. Queensland . ***S. lawrencei* sp. n.**
– Elytren mit je 6 Reihen feiner Punkte, die nach apikal mehr oder weniger verkürzt und hinten nicht verbunden sind. Die inneren Punktreihen gegen die Basis in vertieften Streifen liegend. Papua Neuguinea . . . . . ***S. papuanus*** Slipinski.

4.2.1. *Sarothrias crowsoni* **sp. n.** (Abb. 1–8, 12–13, 16–17, 20–23)

Material. Holotypus ♂, Malaisia: Sabah: Poring Hot Springs, etwa 500 m, 6. V. 1987, relativ trockener Dipterocarpaceen-Wald, Gesiebe von Laub und morschen, verpilzten Ästen (leg. Burckhardt & Löbl) (MHNG).

Paratypen. Malaisia: Sabah: 5 Ex. wie Holotyus; – 1 Ex. Kibongol Valley, 7 km nördlich Tambunan, 700 m, 20. V. 1987, degradierter Waldrest zwischen Straße und Kulturen, Gesiebe von feuchtem Laub an steilem Hang (leg. Burckhardt & Löbl) (MHNG, SMNS).

Beschreibung

Körper 2,05–2,25 mm lang, maximale Breite 0,65–0,75 mm. Grundfarbe dunkel rötlichbraun. Ganze Oberfläche des Körpers matt, von Sekretionen bedeckt, außer Mundteile, Hals, Gelenke, Tarsen und Apikalsegmente des Abdomens, die, wie bei allen anderen Arten unbedeckt bleiben.

Kopf mit den Augen ein wenig schmaler als Pronotum. Clypeus verflacht, sehr fein punktiert. Frontoclypeale Naht wegen der Sekretionen kaum sichtbar. Frons mit niedrigen Seitenwülsten, die ziemlich deutlich gegen den Medianteil abgegrenzt sind. Punktierung auf der Frons und dem Vertex gut sichtbar, relativ kräftig und ziemlich dicht, in Längsrichtung sind die Zwischenräume oft kleiner, in Querrichtung größer als die Punktradien. Antennenglieder 10 und 11 bilden undeutliche Keule, die nicht von Sekretionen bedeckt sind. Glieder 2–11 mit gut sichtbarem Kranz aus flachen Borsten. Scapus 0,16–0,17 mm lang, 0,09–0,11 mm breit. Glied 2

größer als die folgenden, etwa so lang und ein wenig breiter als Glied 11. Glied 10 nur wenig länger als 9.

Pronotum etwa 1,4mal so lang wie breit. Medianfurche stark eingesenkt, scharf abgegrenzt, nach apikal verjüngt, etwa vom basalen Sechstel zum apikalen Viertel der Medianlänge des Pronotums verlaufend. Punkte etwa so groß wie jene auf dem Kopf, aber im Durchschnitt etwas weniger dicht aneinander liegend, entlang des Basal- und Apikalrandes in eine Querreihe geordnet, basale Punkte nicht größer als diskale. Punkte auf dem seitlichen Teil größer als auf dem Diskus. Auf jeder Seite einige flache Borsten.

Elytren etwa 1,8- bis 1,9mal so lang wie breit, am breitesten etwa in der Mitte. Von dorsal gesehen Außenrand im vorderen Teil konvex, im hinteren fast gerade. Basaler Querwulst gut entwickelt, ziemlich schmal. Inneres subbasales Grübchen größer als die übrigen. Diskus ohne Längsstreifen. Punkte in 8 Längsreihen geordnet, die nach hinten kleiner und undeutlicher werden oder von Sekretionen mehr oder weniger verdeckt sind. Punkte in der Nähe der Basis erscheinen ein wenig größer, anderswo aber kleiner als auf dem pronotalen Diskus. Nahtstreifen deutlich auf dem kurzen, schräg geneigten Apikalteil. Lateral- und Epipleuralkielchen bei Dorsalansicht deutlich, Lateralkielchen nicht vor das apikale Drittel der Elytren reichend, Epipleuralkielchen von hinten bis zu der Mitte des Elytrons verlaufend. Einige basale und laterale abstehende, modifizierte Borsten, außerdem eine spärliche Reihe solcher Borsten auf dem zweiten Punktzwischenraum (von der Naht gezählt) und einige apikale Borsten.

Metasternum ohne Längskanten oder Streifen, gleichmäßig von Sekretionen bedeckt. Medianeindruck mehr oder weniger tief, seitlich undeutlich abgegrenzt, nach apikal verjüngt, beiderseits mit je einem sehr kurzen Tomentstreifen knapp vor dem Apex. Punkte etwa so groß wie auf dem Pronotum, entlang des Seitenrandes eine dichte Reihe bildend, sonst unregelmäßig und spärlich.

Beine. Femora deutlich punktiert. Tarsen 3gliedrig.

Aedoeagus wie in Abb. 16–17.

4.2.2. *Sarothrias eximius* Grouvelle

Sarothrias eximius Grouvelle, 1918: 8. – Lectotypus, Seychellen: Silhouette, hoher Wald bei Mont Pot-à-eau, etwa 1500 Fuß, und oberhalb Mare aux Cochons, über 1000 Fuß, VIII.–IX. 1908 (Percy Sladen Trust Expedition), festgelegt von Dajoz, 1978: 324, (MNHN).

Beschreibung

Körper. Länge 2,1–2,4 mm, maximale Breite 0,72–0,79 mm. Grundfarbe rötlichbraun, Sekretionen grau, fast den ganzen Körper bedeckend. Unbedeckt sind ein schmaler, mediobasaler Teil des Clypeus, die Fühlerkeule, je ein schmaler, glänzender Streifen auf den Elytren entlang der Naht, und die Vorder- und Mittelcoxen.

Kopf. Frons mit niedrigen, verflachten, nicht deutlich abgegrenzten Wülsten, median eingesenkt. Punktierung undeutlich, sehr fein, auf der Frons spärlich, auf dem Vertex dichter. Clypeus gewölbt, sehr fein punktiert. Schläfen in Dorsalansicht nicht ganz verdeckt. Scapus 0,13–0,17 mm lang, 0,09 mm breit. Glied 2 0,08–0,09 mm lang, 0,10–0,11 mm breit, größer als Glieder 10 oder 11. Glieder 3–8 gleich groß. Glied 9 auf der Oberseite so lang und breit wie 8, auf der Unterseite länger. Keule 2gliedrig, Glied 11 schmaler und deutlich länger als 10. Glieder 2–9 mit einem Kranz flacher Borsten.

Pronotum 1,4mal so lang wie breit. Medianfurche stark eingesenkt, scharf abgegrenzt, vom basalen Fünftel zum apikalen Viertel der Medianlänge des Pronotums verlaufend. Punktierung der Dorsalseite fein und dicht, wesentlich kräftiger als die des Kopfes, im allgemeinen aus gleich großen Punkten bestehend, in der Nähe des Apikalrandes eine aus sehr feinen Punkten, und vor dem Basalrand eine aus einigen sehr großen Punkten gebildete, unregelmäßige Reihe. Einige zusätzliche, große Punkte befinden sich mediobasal. Laterale Punktierung des Pronotums kräftiger als auf dem Diskus.

Elytren 1,9mal so lang wie breit, am breitesten im mittleren Teil. Basaler Querwulst schmal und niedrig. Subbasale Grübchen groß, besonders die inneren; nach außen allmählich kleiner werdend. Diskus ohne Längsstreifen. Mit 8 vollständigen, gleichmäßigen Punktreihen und einer zusätzlichen, verkürzten Punktreihe entlang des mittleren Abschnitts des Seitenrands. Lateralkielchen von hinten zum mittleren Drittel der Elytrenlänge verlaufend, Epipleuralkielchen etwas weiter nach vorn reichend. Apikal mit je einer modifizierten Borste und einigen sehr feinen Haaren.

Metasternum mit tiefem, breitem, etwa ab Mitte nach apikal verjüngtem und anscheinend unpunktiertem Medianeindruck, der lateral undeutlich abgegrenzt ist. Punktierung auf dem lateralen Teil des Metasternums kräftig, zum Teil aus deutlich größeren Punkten als diejenige auf den Pronotalseiten bestehend; entlang des Seitenrandes eine dichte Reihe bildend, in der Nähe des Apikalrandes fein. Gegen die basale Tomentgrube schräg eingedrückt.

Tarsen 3gliedrig.

Verbreitung. Nur von 4 Exemplaren aus den Seychellen bekannt (Grouvelle, 1918), wovon der Lectotypus (MNHN) und ein Paralectotypus (BMNH) untersucht wurden.

4.2.3. *Sarothrias fijianus* **sp. n.**

Material. Holotypus ♂, Fidschi, Viti Levu, Nandarivatu, 900 m, 17. X. 1977, Streu, 77/119 (leg. Kuschel) (DSIR).

Beschreibung

Körper 2,5 mm lang, maximale Breite 0,67 mm. Sehr ähnlich *S. crowsoni*, gekennzeichnet durch folgende Merkmale.

Elytren mit schmalem, glänzendem Streifen entlang der Naht. Clypeus deutlich gewölbt. Frontoclypeale Naht nicht verdeckt, Punktierung auf Frons und Vertex fast vollkommen von Sekretionen verdeckt. Antennen mit deutlich 2gliedriger Keule, Scapus klein, 0,14 mm lang, 0,08 mm breit, Glied 10 länger als 9, Endglied ohne Kranz flacher Borsten. Pronotum etwa 1,35mal so lang wie breit. Medianfurche schmaler als bei *S. crowsoni*, in der Mitte verjüngt, apikal etwa so breit wie basal, vom basalen bis zum apikalen Viertel der Medianlänge des Pronotums verlaufend. Elytren zusammen 2mal so lang wie breit, Basalwulst niedriger als bei *S. crowsoni*, subbasale Grübchen in einer schrägen Linie liegend, Lateralkielchen in der Mitte der Elytrenlänge erlöschend, Epipleuralkielchen ein wenig länger, kurz vor der Mitte erlöschend. Mit 8 Punktreihen, die von der Basis ausgehen, und einer zusätzlichen, kurzen Punktreihe in der Nähe des Seitenrandes. Medianeinsenkung des Metasternums groß und tief, lateral scharf abgegrenzt, mit fast senkrechten Seitenrändern; Einsenkung gegen die mesocoxalen, tomentierten Vertiefungen kurz eingedrückt, dort je eine kleine Fläche glänzend, die median von einem mit Sekretionen bedeckten, niedrigen Wulst getrennt sind. Vorderhälfte des Medianeindruckes sonst

matt, von Sekretionen bedeckt, Apikalhälfte glänzend und allmählich nach hinten vertieft. Punktierung auf den Femora fein und schlecht sichtbar.

4.2.4. *Sarothrias bournei* Slipinski

Sarothrias bournei Slipinski, 1986: 59. – Holotypus, Neu-Britannien: Pomio, 10. VII, 1979, in verfaultem Holz (leg. Bourne) (MHNG).

Beschreibung

Länge 1,8 mm, maximale Breite 0,58 mm. Körper, Fühler und Beine wie bei *S. crowsoni* und *fijianus* mit Sekretionen bedeckt, Elytren ähnlich wie bei *S. fijianus* mit glänzendem Streifen entlang des Nahtstreifens.

Von den beiden Arten durch die Kombination folgender Merkmale unterschieden: – Clypeus deutlich gewölbt, frontoclypeale Naht wegen der Sekretionen nicht sichtbar. – Fühlerkeule deutlich 2gliedrig, Endglied ohne Kranz flacher Borsten. – Scapus klein, 0,13 mm lang, 0,08 mm breit; Pedicellus deutlich größer als Glied 10, ein wenig größer als Glied 11. – Pronotum nicht ganz 1,5mal so lang wie breit; Medianfurche sehr schmal, besonders in der vorderen Hälfte, etwa vom basalen Fünftel bis zum apikalen Drittel der medianen Pronotallänge verlaufend. – Punktierung auf den Pronotalseiten und in der Nähe der Basis deutlich, eine basale Querreihe und zwei subbasale, leicht schräge und unregelmäßige Reihen bildend; Punktierung auf dem Pronotaldiskus undeutlich, bei Dorsalansicht kaum sichtbar, bei Ansicht von schräg seitlich dicht und tomentiert. – Anscheinend keine abstehenden, modifizierte Borsten auf dem Pronotum vorhanden. – Elytren etwa 2mal so lang wie breit; Basalwulst schmaler und niedriger als bei *S. crowsoni,* subbasale Grübchen größer und tiefer, in einer kaum schrägen Linie liegend, nach außen kleiner werdend; jedes Elytron mit 8 vollständigen, von der Basis aus verlaufenden Reihen von Tomentpunkten und einer kurzen Reihe von Tomentpunkten zwischen der äußeren Reihe und dem Seitenrand. – Diese Punktreihen undeutlich, je nach Beleuchtung und Beobachtungswinkel mehr oder weniger gut sichtbar. – Lateral- und Epipleuralkielchen gleich lang, vom Apex bis fast zur Mitte der Elytrenlänge verlaufend, ihr Zwischenraum eingedrückt. – Ohne modifizierte, abstehende Borsten an den Seiten, an der Basis und auf dem Diskus. – Borsten im Apikalteil der Elytren schmaler als bei *S. crowsoni.* – Punktierung auf den Femora undeutlich. Tarsen mit 2 sichtbaren Gliedern.

Verbreitung. Nur vom Holotypus aus Neu-Britannien bekannt.

4.2.5. *Sarothrias indicus* Dajoz

Sarothrias indicus Dajoz, 1978: 322. – Holotypus, Indien: Madras, Cardamon Hills, 2 km nordöstlich Kumily, 900 m, 4. XI. 1972 (leg. Besuchet, Löbl & Mussard) (MHNG).

Beschreibung

Körperlänge 1,9 mm, maximale Breite 0,69 mm. Sekretionen bedecken die Oberseite des Kopfes, Fühlerglieder 1–9, die Medianfurche und die Basis des Pronotums sowie Punkte auf demselben, eine überwiegende Fläche der Elytren sowie die Beine bis auf je eine Medianfläche auf der Innen- und Außenseite der Femora. Prosternum, Mesosternum und Sekretionszonen und Tomentflächen des Metasternums und Abdomens wie bei den übrigen Arten bedeckt. Frons dicht punktiert, die Tomentpunkte sind durch Ausscheidungen stark bedeckt und nicht gut sichtbar [nach

DAJOZ (1978) nicht punktiert]. Lateralwulst sehr niedrig, Frons und Vertex relativ flach. Fühler mit undeutlicher, 2gliedriger Keule, Glieder 2–10 mit einem Kranz flacher Borsten. Scapus 0,14 mm lang, 0,08 mm breit, Pedicellus 0,07 mm lang, 0,09 mm breit. Glied 3 ein wenig schmaler als Pedicellus, folgende Glieder etwa so breit wie Pedicellus (nicht nach apikal allmählich breiter werdend). Pronotum etwa 1,3mal so lang wie breit. Medianfurche breit, basal breiter als apikal, in der Mitte etwas verjüngt; Punktierung sehr dicht und kräftig, Punkte auf dem Diskus zum Teil knapp aneinanderliegend, beiderseits der Medianfurche eine sehr dichte Punktreihe bildend [die entgegen DAJOZ (1978) unregelmäßig und nicht in Dreiergruppen angeordnet sind]. Fläche zwischen Medianfurche und diesen Punktreihen sowie übrige Punktzwischenräume der Dorsalseite glänzend. Elytren 1,7mal länger als breit; glänzend sind ein schmaler Streifen entlang des Nahtrandes, der am Apex verbreitert ist, und 8 Längsbänder, die in der Mitte etwas breiter als die von Ausscheidungen bedeckten Zwischenräume sind. Insgesamt sind 9 glänzende Bänder vorhanden: 1. entlang des Nahtrandes, vollständig, 2. vorne verkürzt, weit nach apikal reichend, 3. vom subbasalen Quereindruck zum Apikaldrittel verlaufend, nach der Mitte kurz unterbrochen, 4. vom subbasalen Quereindruck nur kurz hinter die Mitte reichend, 5., 6. und 7. auch basal verkürzt, distal nur wenig hinter die Elytrenmitte verlaufend, 8. und 9. (Lateralansicht) etwa so weit nach vorne reichend wie 7. Seitenstreifen, in der Apikalhälfte der Elytren auf einem gewellten Kiel liegend, der nach vorne erlöscht; epipleuraler Streifen nach vorne erlöschend, hinten undeutlich: Metasternum glänzend, sehr fein und spärlich punktiert. Medianeindruck lateral undeutlich abgegrenzt, in der Mitte mäßig tief, nach vorn stärker vertieft, gegen den Apikalrand stark eingesenkt, vor dem Apex beiderseits mit einem kurzen Tomentstreifen. Beiderseits des Metasternums je ein Längseindruck, in der lateralen Tomentgrube tief, nach apikal allmählich seichter werdend, noch vor dem apikalen Drittel der Seitenlänge des Metasternums erlöschend. Femora deutlich punktiert. Tarsen anscheinend 2gliedrig.

Verbreitung. Nur vom Holotypus aus Südindien bekannt.

4.2.6. *Sarothrias dimerus* (Heller)

Jacobsonium dimerum Heller, 1926: 128. – Holotypus, Indonesien: Sumatra, Monte Singgalang, 1800 m (zerstört).
Sarothrias dimerus (Heller); CROWSON, 1955: 75 (Artname nicht formell neu kombiniert).

Beschreibung von HELLER (1926).

Verbreitung. Nur vom Holotypus aus Sumatra bekannt.

Bemerkung. Nach KRAUSE (pers. comm.) wurde 1942 Material, darunter auch *S. dimerus*, an E. HEINZE (Zepernick) ausgeliehen, welches wahrscheinlich zerstört ist.

4.2.7. *Sarothrias lawrencei* **sp. n.** (Abb. 9–11, 14–15, 18–19, 37–38)

Material. Holotyups ♂, Australien: Queensland, Bellenden Ker Range, 17.16S, 145.53S, 1 km S von Cable Tower 6: 500 m, 17. X.–5. XI. 1981, Regenwald, Stick brushings, Q. M. Berlesate No. 311, Earthwatch / QLD. Museum (ANIC).

Paratypen. Australien: 3 Ex. mit gleichen Angaben wie Holotyus. – 1 Ex., Queensland, Bellenden Ker Range, Cableway Base Station, 100 m, 17. X.–9. XI. 1981, Fensterfalle mit Köder, Earthwatch / QLD. Museum; – 27 Ex., Queensland, Malanda, 700 m, 8. XI. 1962 (leg. ROSS & CAVAGNARO); – 1 Ex., Queensland, Shiptons Flat, 15.47S, 145.14S, 17.–19. X.

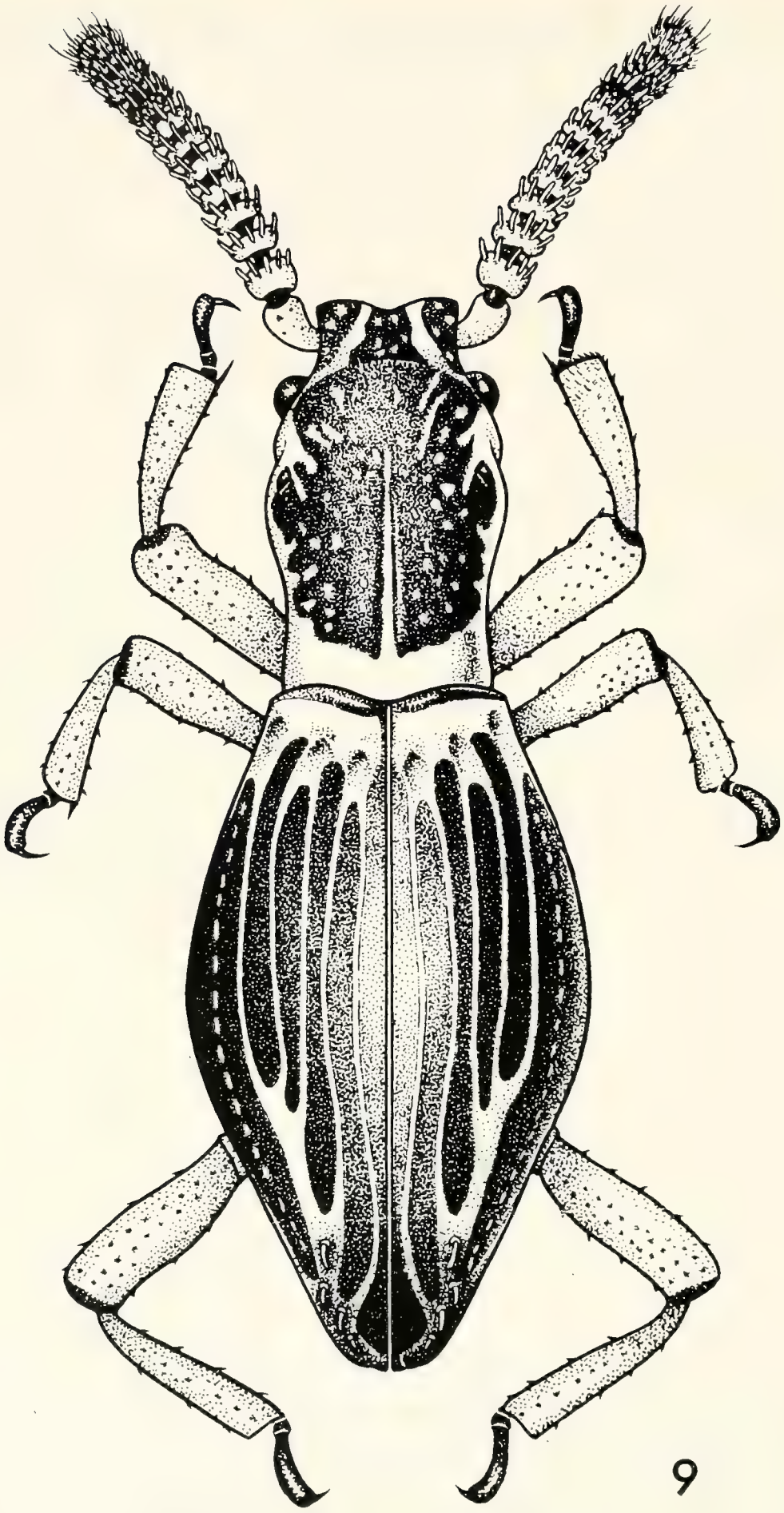


Abb. 9. *Sarothrias lawrencei* sp. n. (del. HASTINGS).

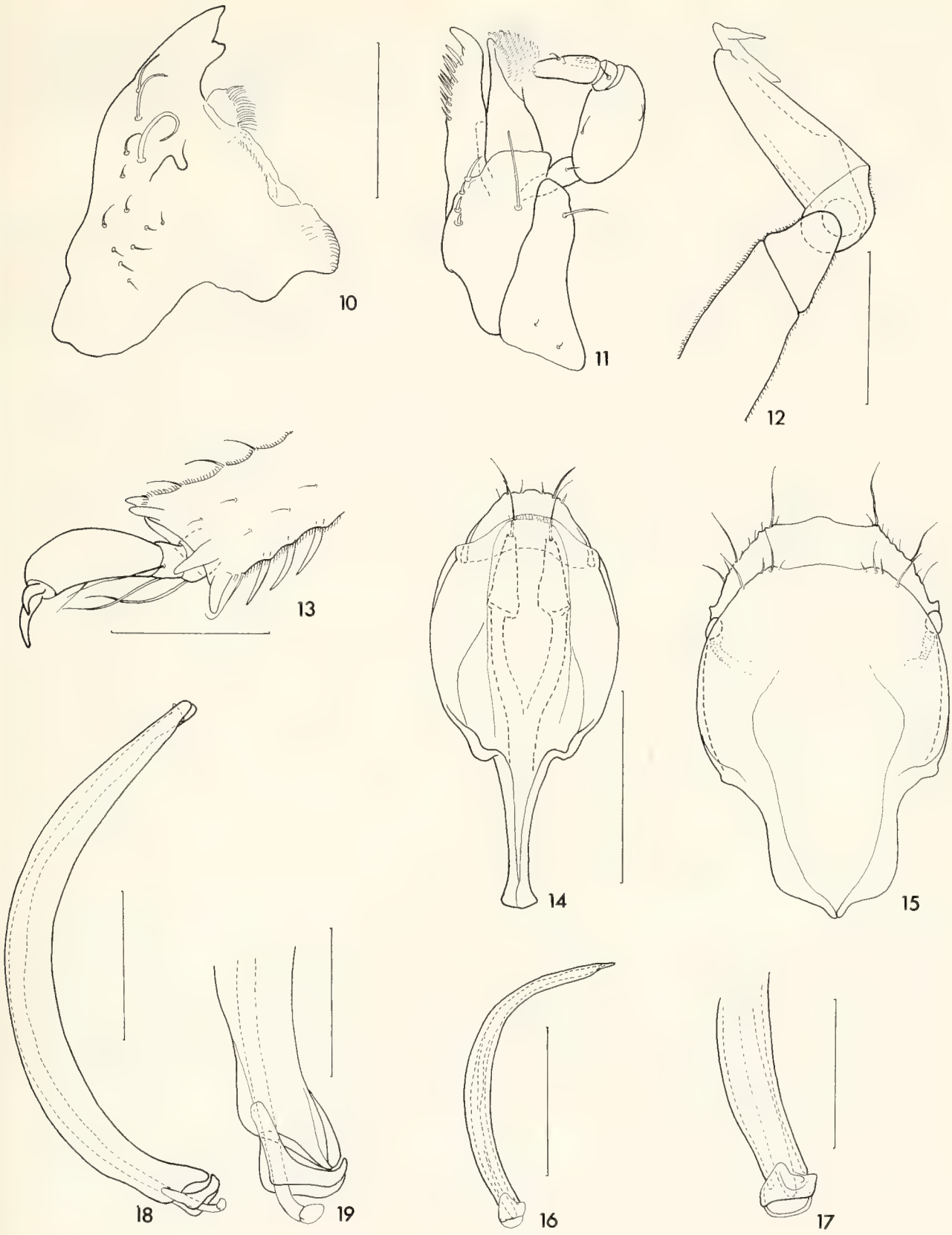


Abb. 10–19. *Sarothrias* spp. – 10. Mandibel, *S. lawrencei* sp. n.; – 11. Maxille mit Palpus, *S. lawrencei* sp. n.; – 12. Procoxa mit Trochanter und Basis des Femurs, *S. crowsoni* sp. n.; – 13. Protarsus mit Apex der Tibia, *S. crowsoni* sp. n.; – 14. Genitalsegment, ♂, *S. lawrencei* sp. n.; – 15. morphologisch 8. (6. sichtbares) Ventrit, ♂, *S. lawrencei* sp. n.; – 16, 17. Aedoeagus, Lateralansicht (16), Proximalteil, stärker vergrößert (17), *S. crowsoni* sp. n.; – 18, 19. Aedoeagus, Lateralansicht (18), Proximalteil stärker vergrößert (19), *S. lawrencei* sp. n.; – Maßstab: 0,1 mm (Ab. 10–11, 13, 17, 19); 0,2 mm (Abb. 12, 14–16, 18).

1980 (leg. WELR); – 1 Ex., Queensland, Julatten, 22. VIII. 1982, Berlesate ANIC 767, Rinden- und Laubstreu (leg. J. & N. LAWRENCE); – 1 Ex., Queensland, Danbulla S. F., 13 km NE von Yungaburra, 13. I.–13. II. 1987, MDPI Intercept Trap site 27 (leg. STOREY & DE FAVERI); – 2 Ex. mit gleichen Angaben, aber 13. II.–6. III. 1987 (ANIC, CAS, MHNG, QDPI, QM).

Beschreibung

Körper. Länge 1,7–2,1 mm, maximale Breite 0,61–0,76 mm, dunkel rötlich braun. Ausscheidungen weißlich grau oder gelblich; sie bedecken die Fühlerglieder 1–8, Tomentpunkte auf dem Kopf und Pronotum, eine schmale Fläche um die Augen außer hinten, den vorderen Teil des Clypeus, die gulare Depression, Basis, Medianfurche und manchmal je eine Fläche vor und hinter dem Seitenwulst des Pronotums, Pro- und Mesosternum, jedoch ohne Fortsatz zwischen den Mesocoxalhöhlen, subbasalen Quereindruck der Elytren, eine charakteristische Zeichnung auf den Elytren bildende Längsstreifen (Abb. 9), die vorne schmal und hinten breit sind, manchmal die Seitenränder der Elytren, die Seitenränder des Medianeindrucks und apikale Tomentzeichnung des Metasternums, Toment des 1. sichtbaren Ventrits, Lateraltomente der Ventrite 2–5 und Apikalwulst des Ventrits 5. Femora auf der Innen- und Außenseite mit je einer schmalen, von Sektretionen unbedeckten Fläche, die glänzend ist.

Kopf mit den Augen ein wenig schmaler als Pronotum. Clypeus flach, in der Nähe der unbedeckten frontoclypealen Naht deutlich punktiert. Frons mit niedrigen, spärlich punktierten Seitenwülsten, die durch je eine sehr dichte Punktreihe abgegrenzt sind. Ausscheidungen dort oft zusammenfließend, einen hellen Streifen bildend. Übrige Punktierung des Vertex dicht, Punktradien vorne meist größer und hinten kleiner als die Punktzwischenräume. Antennen mit deutlich 3gliedriger Keule. Glieder 2–10 mit einem Kranz flacher Borsten. Scapus 0,12–0,15 mm lang, 0,07–0,08 mm breit. Pedicellus groß kaum breiter als lang, etwas kleiner als Glied 11, dieses ein wenig größer als Glied 10.

Pronotum etwa 1,5mal so lang wie breit. Medianfurche, besonders ihre Vorderhälfte, sehr schmal, mäßig eingesenkt, scharf abgegrenzt, zwischen basalem Sechstel und apikalem Fünftel der Medianlänge verlaufend. Punktierung in der Nähe des Basalrandes sehr dicht, durch Sekretionen bedeckt und schlecht sichtbar. Punktierung auf dem Diskus aus kleinen, gewöhnlich mit Sekretionen gefüllten Punkten bestehend, die deutlich kleiner als die des Vertex sind und die mehr oder weniger lange und gebogene, unregelmäßige Längsreihen bilden. Seiten des Pronotums mit kräftiger Tomentpunktierung.

Elytren 1,7–1,9mal so lang wie breit, am breitesten vor der Mitte. Außenrand in Dorsalansicht in den vorderen zwei Dritteln konvex, hinten konkav. Basaler Querwulst gut entwickelt, glänzend. Subbasaler Eindruck quer, 3 innere Grübchen etwa gleich groß, äußeres Grübchen in Dorsalansicht nicht sichtbar, kleiner. Mit je 8 von der Basis ausgehenden, sehr fein punktierten Längsstreifen (in Dorsalansicht nur 5 sichtbar), davon 3., 4. und 5. hinter der Elytrenmitte zusammengeflossen und diese weiter hinten mit 2. verbunden. Drei äußere Streifen nicht verkürzt, je durch ein Kielchen abgegrenzt. Raum zwischen dem 5. und 6. Streifen mit einer Längsreihe feiner Punkte. Nahtrand hinten deutlich, vorne kaum erhöht. Borsten im apikalen Teil der Elytren relativ schmal, in Längsreihen geordnet.

Metasternum. Medianeindruck tief, seitlich durch eine Kante scharf abgegrenzt, Seitenränder leicht abgerundet, hinten verjüngt und stark eingesenkt. Punk-

tierung des Metasternums im Medianeindruck sowie auf dessen Seiten sehr fein und unregelmäßig.

Tarsen 3gliedrig.

Aedoeagus wie in Abb. 18–19.

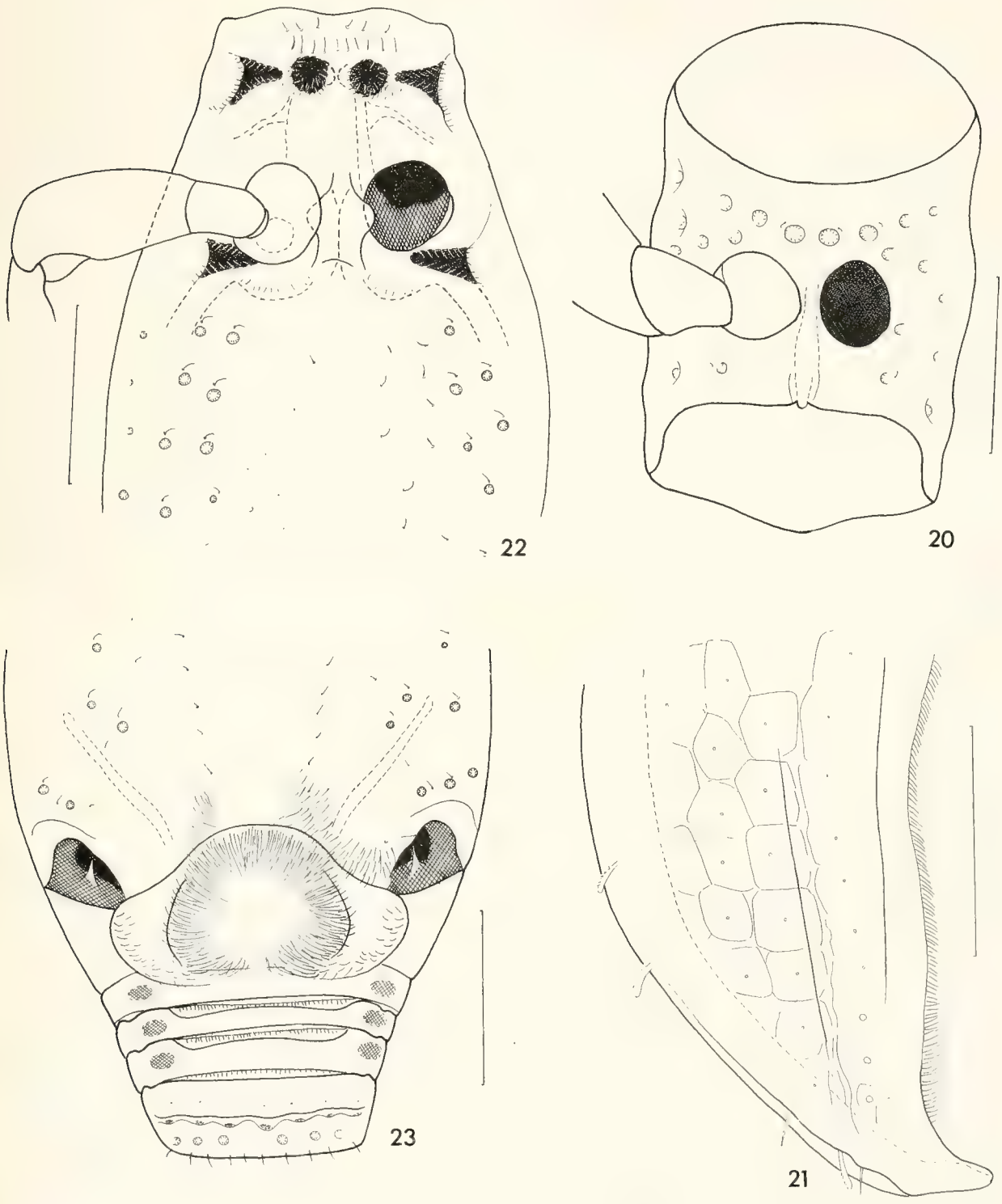


Abb. 20–23. *Sarothrias crowsoni* sp. n. – 20. Prothorax ventral, – 21. Apikalteil des Elytrons, – 22. Mesosternum und Basis des Metasternum, – 23. Metasternum und Abdomen. – Maßstab: 0,2 mm.

4.2.8. *Sarothrias papuanus* Slipinski

Sarothrias papuanus Slipinski, 1986: 61. – Holotypus ♀, Papua Neuguinea: EH Provinz, Onerunka (nicht Operunka, wie nach Slipinski, 1986), Umgebung von Kainantu, 29. X. 1979 (leg. Ullrich) (MHNG).

Beschreibung

Länge 2,4 mm, maximale Breite 0,93 mm. Die Art ist der vorigen ähnlich. Scapus 0,20 mm lang, 0,10 mm breit. Fühlerkeule deutlich 3gliedrig, nicht von Sekretionen bedeckt. Pronotum 1,4mal so lang wie breit, Medianfurche ein wenig breiter als bei *S. lawrencei,* etwa vom basalen Siebentel zum apikalen Viertel verlaufend. Punktierung auf dem Diskus des Pronotums fast so kräftig wie diejenige des Vertex, nicht in Längsreihen geordnet; alle Punkte durch Sekretionen gefüllt. Elytren 1,6mal so lang wie breit, mit Sekretionen nur im subbasalen Quereindruck die Grübchen bedekkend, auf dem steil geneigten Apikalteil der Elytren in drei verbundenen Streifen und auf der äußeren Apikalecke. Die 2 vom inneren, subbasalen Grübchen ausgehenden Längsstreifen fast bis zur Elytrenmitte verlaufend, apikal davon durch eine feine Punktreihe ersetzt, im steil geneigten Apikalteil wieder deutlich, dort mit Sekretionen gefüllt. 3. und 4. Längsstreifen noch kürzer, bis etwa ins apikale Drittel durch Punktreihen angedeutet, hinten vollkommen erloschen. 5. und 6. Streifen nur je durch eine feine Punktreihe in der basalen Elytrenhälfte angedeutet. 7. (Lateral-) und 8. (Epipleural-)Streifen gut entwickelt, in der Apikalhälfte vertieft und durch eine erhöhte Kante abgegrenzt. Im mittleren Drittel zwischen dem epipleuralen Streifen und dem Lateralrand eine feine, nicht punktierte Längslinie. Apikale Borsten relativ fein. Metasternum sehr fein, zerstreut punktiert; Medianeindruck breit, seitlich undeutlich begrenzt, im mittleren Teil seicht, gegen die Mesocoxalhöhlen deutlich, gegen den Apex stark eingesenkt. Femora wie bei *S. lawrencei.* Innenseite der Mittel- und Hintertibien glänzend, ohne Sekretionen.

Verbreitung. Nur vom Holotypus aus Papua Neuguinea bekannt.

4.3. *Saphophagus* Sharp

Saphophagus Sharp, 1886, 393. – Typusart: *Saphophagus minutus* Sharp, durch Monotypie.

Beschreibung

Körper flach, parallelseitig, etwa 2 mm lang, stark sklerotisiert. Ohne kutikuläre Sekretionen. Oberseite kräftig punktiert. Behaarung des Körpers sehr fein und kurz, Haare kaum aus den Punkten hervorragend, nur im mikroskopischen Präparat deutlich.

Kopf flach, breiter als lang, leicht nach unten geneigt. Vertex vorne nicht eingesenkt, ohne frontoclypeale Naht. Vorderrand des Clypeus breit abgerundet, sehr schmal bereift. Antenneneinlenkung lateral, vor den Augen, dorsal verdeckt. Vertex oberhalb der Antenneninsertion nicht erhöht, flach. Schläfen kurz, nicht verdeckt. Augen groß, halbkugelig. Mundwerkzeuge klein. Labrum schmal, schräg. Mandibel (Abb. 24) mit Prostheca und Mola, undeutlich 2zähnig. Maxillen (Abb. 25) mit schlanker Galea und Lacinia; Maxillarpalpen 4gliedrig, Glied 1 sehr kurz, Glieder 2 und 3 kurz, apikal verdickt, Glied 4 länger als Glieder 1–3 zusammen, etwa ab der Mitte nach apikal verjüngt, am Apex breit gerundet. Labialpalpen (Abb. 26) 3gliedrig mit schlankem 3. Glied. Mentum flach ohne tomentierten Eindruck, am Hinter- und Vorderrand kantig. Submentum senkrecht, kurz. Gula kurz, ohne Längsnähte.

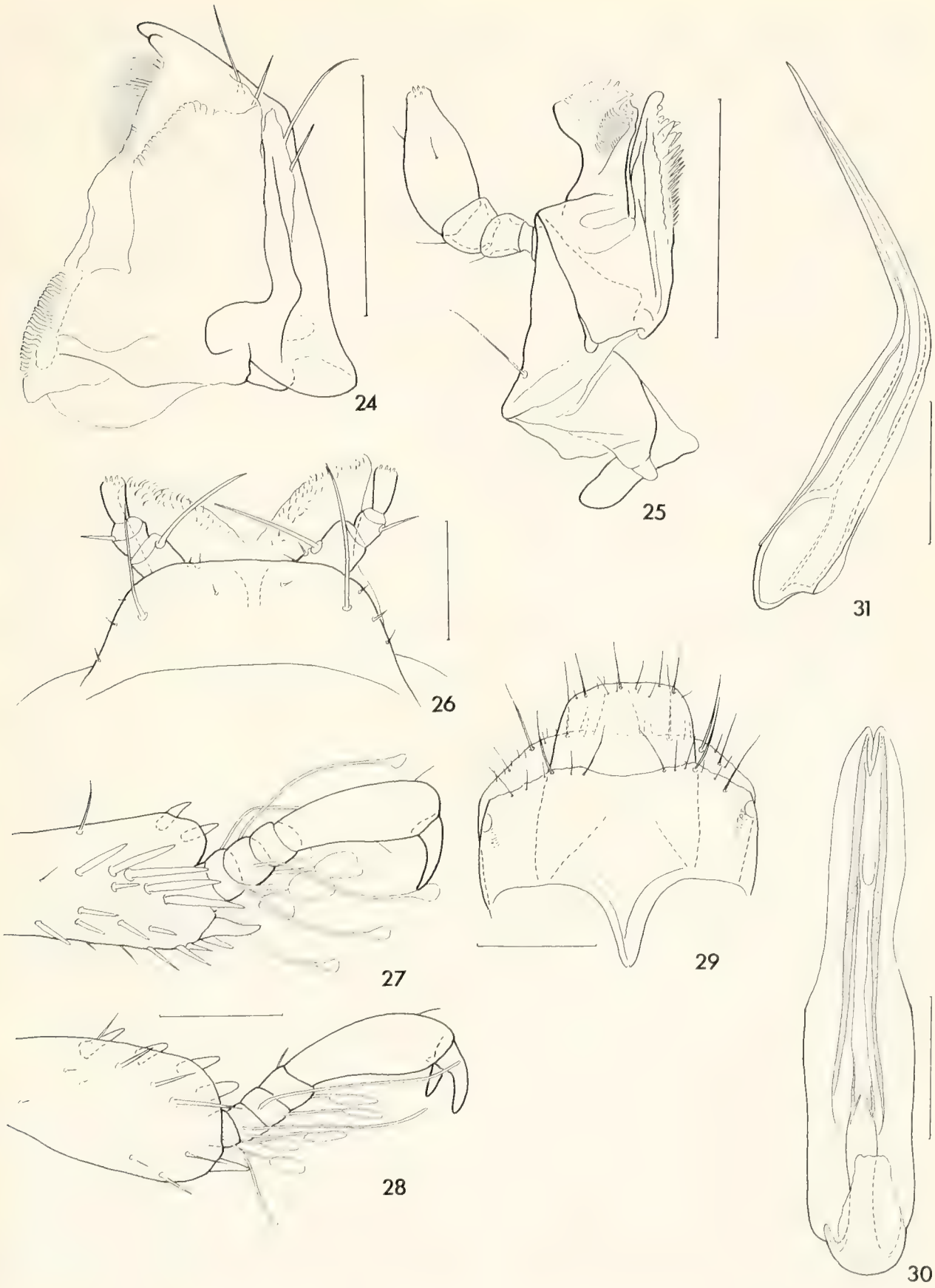


Abb. 24–31. *Saphophagus minutus.* – 24. Mandibel, – 25. Maxille mit Palpus, – 26. Labium mit Palpen, – 27. Protarsus mit Apex der Tibia, – 28. Mesotarsus mit Apex der Tibia, – 29. morphologisch 8. (6. sichtbares) Ventrit und Genitalsegment, ♂; – 30, 31 Aedoeagus in Ventral- und Lateralansicht. – Maßstab: 0,1 mm (Abb. 24–25, 29–31); 0,05 mm (Abb. 26–28).

Fühler 11gliedrig, ohne modifizierte Borsten; Scapus kurz, zylindrisch; Glied 2 länger als breit; Glieder 3–8 perlschnurförmig; Keule locker 3gliedrig, dicht behaart, Endglied ab der Mitte nach apikal verjüngt.

Pronotum herzförmig, breiter als lang, flach mit medianem Eindruck, lateral durch ein Kielchen scharf abgegrenzt. Basalecke des Notums winklig, Apikalecke gerundet, ohne lateralen Wulst, mit je einem Grübchen vor der Basalecke.

Scutellum klein, sein Apikalteil freiliegend.

Elytren subparallel. Epipleuren breit, durch ein Kielchen abgegrenzt, in der Mitte vertikal, vorne sehr wenig schräg gestellt, hinten fast horizontal. Basis nicht erhöht, ohne subbasale Grübchen und Längsstreifen. Vorderecken und Apex abgerundet, Nahtstreifen nicht entwickelt. Mit 8 Punktreihen, die von der Basis ausgehen und einer weiteren zwischen der 8. Reihe und den Epipleuren, die basal verkürzt ist. Die Punkte sind Poren, in deren Nähe sich je ein mikroskopisch kleines Haar befindet. Im mikroskopischen Präparat zeigen die Elytren ein zelliges Muster, wobei jede Zelle je eine Pore und ein Haar enthalten.

Prosternum (Abb. 32) groß, gewölbt. Coxalhöhlen suboval, hinter der Mitte liegend, im Körperinneren offen, hinten durch je einen Lappen der Hypomeren und des Medianfortsatzes geschlossen. Medianfortsatz schmal. Prosternum lateral durch deutliche Naht abgegrenzt.

Mesosternum (Abb. 33) klein. Mesepisternum und -epimeron deutlich. Medianfortsatz mäßig breit, flach, apikal allmählich verjüngt. Mit je einem Paar lateraler Grübchen.

Metasternum (Abb. 34) etwa so lang wie breit, ohne deutliche Eindrücke, mit undeutlicher, flacher, medianer Querrinne, die auf jeder Seite von einem flachen, undeutlichen Längskiel begrenzt wird, grob punktiert; Punkte stehen in Längsrichtung dichter als in Querrichtung. Ohne Grübchen. Basis kantig mit 2 kurzen Längskielen. Metepisternum schmal, vom Elytron überdeckt. Lateral kantig. Metepimeron sehr klein. Metendosternit mit kurzem Stiel und zwei kräftigen Armen.

Abdomen kurz, mit 5 von außen sichtbaren Ventriten. 1. und 5. Ventrit größer als die etwa gleich langen Ventrite 2, 3 und 4. 1. Ventrit (Abb. 34) mit einem Paar kurzer, medianer Kielchen. 5. Ventrit einfach. 6. Ventrit, welches dem 8. morphologischen entspricht, ist im Körper eingezogen und trägt ein Paar Stigmen (Abb. 29). Genitalsegment wie in Abb. 29. 7.(?) Tergit quer, ähnlich wie die zwei davor liegenden Tergite, schwach sklerotisiert, ohne Längsfurche in der Mitte. Spermatheca nicht sichtbar. Aedoeagus (Abb. 30–31) schlank, gebogen, ohne Parameren.

Beine kurz, robust. Pro- und Mesocoxen schwach erhöht, leicht quer, suboval im Umriß, nahe beieinander. Metacoxen nicht erhöht, quer, lateral verjüngt, bis zum Metepimeron reichend, weit voneinander getrennt. Trochanter klein, apikal verdickt. Femora kräftig, distal und schräg an Trochanter anliegend, spärlich und sehr fein behaart. Tibien etwa so lang wie Femora, apikal allmählich verdickt, verflacht, sehr fein und spärlich behaart, mit kurzen, apikalen Dornen und Borsten. Tarsen (Abb. 27–28) 5gliedrig, kurz, mit kurzen Gliedern 1–4, diese mit langen, am Ende erweiterten Borsten.

Larve beschrieben von Crowson (1959).

Artliste

1. *Saphophagus minutus* Sharp
   Saphophagus minutus Sharp, 1886: 394. – Lectotypus, Neuseeland: Picton Helms, Sharp Collection 1905–313 (BMNH), hiermit designiert.

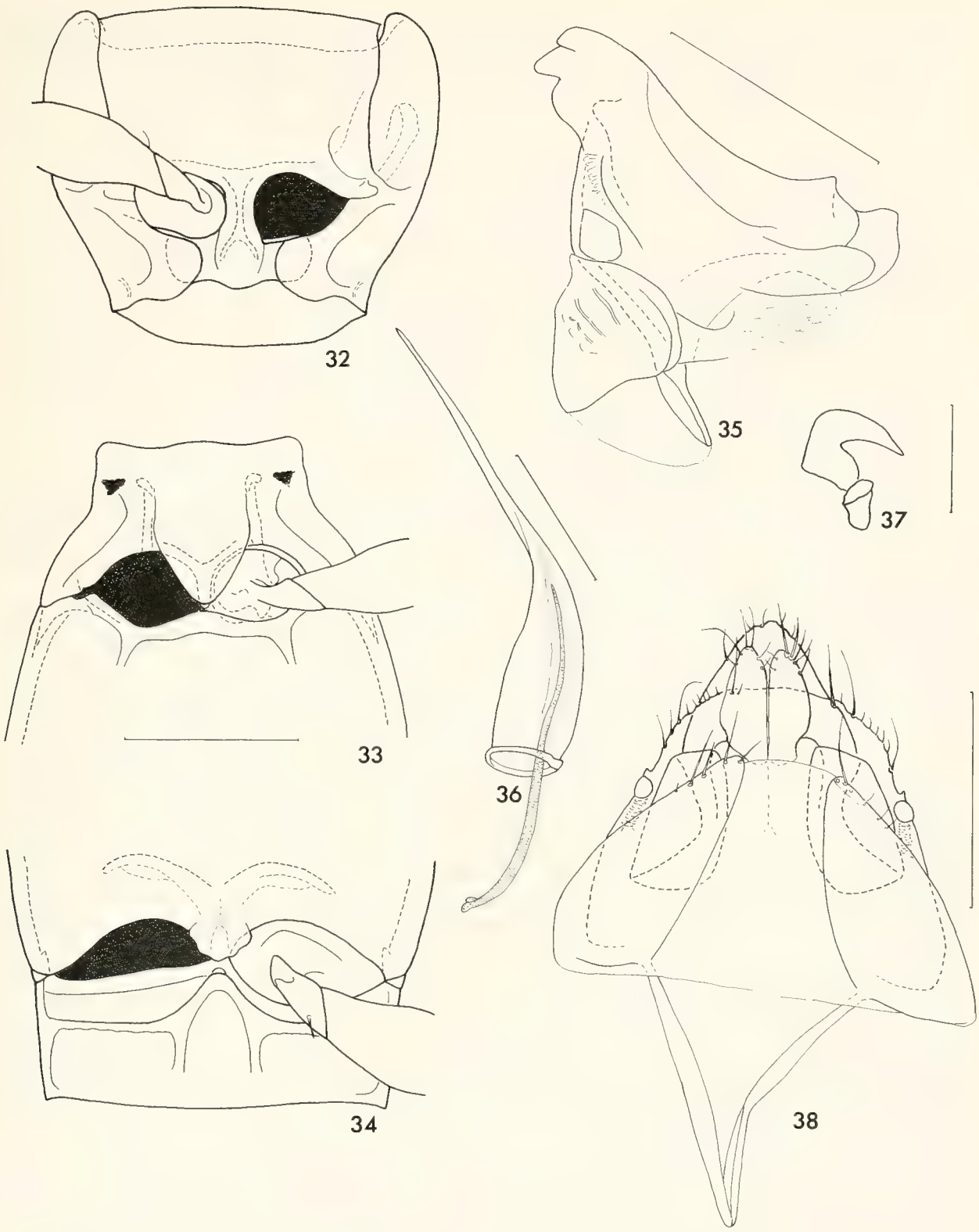


Abb. 32–34. *Saphophagus minutus.* – 32. Prothorax ventral, – 33. Mesosternum und Basis des Metasternums, – 34. Apikalteil des Metasternums und 1. sichtbares Ventrit. – Maßstab: 0,2 mm.

Abb. 35. *Derolathrus troglophilus*; Mandibel. – Maßstab: 0,05 mm.

Abb. 36. *Derolathrus parvulus*; Aedoeagus. – Maßstab: 0,05 mm.

Abb. 37–38. *Sarothrias lawrencei* sp. n. – 37. Spermatheca, – 38. morphologisch 8. (6. sichtbares) Ventrit und Genitalsegment, ♀. – Maßstab: 0,01 mm (Abb. 37); 0,02 mm (Abb. 38).

Saphophagus ferrugineus Broun, 1893: 1102. – Lectotypus, Neuseeland: Mount Cook, Katalog Nr. 1957, Broun Collection Brit. Mus. 1922–482 (BMNH), hiermit designiert. Synonymisiert von Crowson, 1959: 87.

4.4. *Derolathrus* Sharp

Derolathrus Sharp, in Sharp & Scott, 1908: 430. – Typusart: *Derolathrus atomus* Sharp, durch Monotypie.

Lathridiomorphus Franz, 1969: 136. – Typusart: *Lathridiomorphus anophthalmus* Franz, durch ursprüngliche Festlegung und Monotypie. **Syn. n.**

Gomya Dajoz, 1973: 1051. – Typusart: *Gomya insularis* Dajoz, durch ursprüngliche Festlegung und Monotypie. **Syn. n.**

Lathridiomimus Franz; Dajoz, 1977: 1; ? falsche Schreibweise für *Lathridiomorphus* Franz.

Beschreibung

Körper flach, parallelseitig, etwa 0,8–0,9 mm lang, wenig sklerotisiert. Ohne kutikuläre Sekretionen. Oberfläche bei makroskopischer Betrachtung beinahe glatt, im mikroskopischen Präparat mit feiner wabenförmiger Skulptur (nicht homolog mit zelliger Struktur auf Elytren von *Sarothrias* und *Saphophagus*). Behaarung des Körpers kurz und fein, oft abstehend.

Kopf flach, etwas breiter als lang, in der Körperebene liegend, höchstens leicht nach unten geneigt. Vertex vorne nicht eingesenkt, ohne frontoclypeale Naht. Vorderrand des Clypeus abgerundet. Antenneneinlenkung lateral, vor den Augen, dorsal verdeckt. Vertex oberhalb der Augen mit flacher erhöhter Schwiele. Schläfen kurz mit deutlich eingeschnürtem Hals. Augen groß, halbkugelig oder mehr oder weniger stark reduziert oder überhaupt nicht vorhanden; Fazetten relativ groß. Mundwerkzeuge klein. Labrum schmal, leicht schräg nach vorne gerichtet. Mandibeln (Abb. 35) mit Prostheca, Mola und 2 apikalen Zähnen. Maxillen mit schlanker Galea und Lacinia. Maxillarpalpen 3gliedrig, Glied 1 kurz, ringförmig, Glied 2 groß, birnenförmig, Glied 3 lang und dünn, stiftförmig. Labialpalpen 3gliedrig, mit kurzem, ringförmigem Glied 1 und 2 und langem, schlankem Glied 3. Mentum länglich, flach, ohne tomentierten Eindruck. Gula relativ lang, ohne Längsnähte. Antennen 10gliedrig, mit kurzen, dicken Borsten auf Glied 10. Scapus kurz zylindrisch, Pedicellus kaum länger als Scapus, am breitesten in der Mitte oder im apikalen Drittel. Glieder 3–9 perlschnurförmig. Keule 1gliedrig, locker, abstehend behaart, Keule ab Mitte nach apikal leicht verjüngt.

Pronotum schmal herzförmig, etwas länger als breit, flach mit flachem, medianem Eindruck, der in der Mitte seichter als vorne und hinten sein kann. Lateral mit undeutlichem Längswulst aber ohne deutliches Kielchen, proximal gleichmäßig zur Basis verjüngt. Apikalecke gerundet, ohne lateralen Querwulst und ohne Basalgrübchen.

Scutellum klein, von den Elytren verdeckt.

Elytren gewöhnlich frei, manchmal basal verschmolzen. Länglich oval, am breitesten vor der Mitte. Epipleuren breit, in der Mitte mit flachem Kielchen begrenzt, Basis nicht erhöht. Basis innen mit einem großen, tiefen Grübchen und außen mit einem flachen Eindruck. Von beiden geht je ein langer, flacher Längsstreifen aus. Vorderecken abgerundet, Nahtstreifen nicht entwickelt. Im mikroskopischen Präparat mit 2 undeutlichen Längsstreifen, von denen kleine Kanälchen zu den Haareinlenkungen führen.

Flügel mit einer breiten, wenig sklerotisierten Längsader, membranöser Apikalteil lang. Flügel manchmal stark verkürzt.

Prosternum groß, leicht gewölbt. Coxalhöhlen suboval, am Hinterrand liegend, ins Körperinnere und nach hinten offen. Medianfortsatz schmal. Lateral nicht durch Naht abgegrenzt.

Mesosternum klein. Mesepisternum und -epimeron nicht deutlich. Medianfortsatz schmal, flach. Laterale Grübchen fehlend.

Metasternum etwa so lang wie breit, gewölbt, in der Mitte leicht abgeflacht, ohne Eindrücke und Grübchen. Basis leicht kantig ohne Kielchen. Metepipleuren schmal, von Elytren überdeckt. Lateral nicht kantig. Metepimeron sehr klein. Metendosternit nicht sichtbar, vielleicht reduziert.

Abdomen lang, etwa so lang wie Meso- und Metasternum zusammen, mit 5 sichtbaren Ventriten. 1. und 5. Ventrit länger als die etwa gleich langen Ventrite 2, 3 und 4. 1.Ventrit ohne Kielchen. 5. Ventrit einfach, apikal breit gerundet. 7. (?) Tergit stark quer, ohne Längsfurche in der Mitte, etwas stärker sklerotisiert als die übrigen Tergite. Spermatheca nicht sichtbar. Aedoeagus schlank, gebogen, ohne Parameren (Fig. 36).

Beine kurz, robust. Pro- und Metacoxen schwach erhöht, fast rund im Umriß, nahe beieinander stehend. Metacoxen relativ flach, quer, weit voneinander getrennt. Lateral verjüngt bis zum Metepimeron reichend. Trochanter relativ groß und nach apikal erweitert. Femora kräftig, stark verdickt in der Mitte, basal schräg am Trochanter anschließend, spärlich und fein behaart. Tibien so lang wie Femora, nach apikal leicht verdickt, abgeflacht, spärlich und fein behaart, mit kurzen apikalen Dornen und Borsten. Tarsen 3gliedrig mit kurzem 1. und 2. Glied, jedes mit langen apikalen Haaren versehen.

Larve beschrieben von Sen Gupta (1979).

Bemerkungen. Sen Gupta (1979) gibt Zeichnungen von allen wichtigen morphologischen Details, so daß hier nur Mandibel und Aedoeagus abgebildet werden. Diese beiden Strukturen fehlen bei Sen Gupta entweder, oder sind falsch interpretiert worden.

Artenliste

Außer den aufgeführten Arten liegen Material von 1 unbeschriebenen Art von den Solomon-Inseln (BMNH) und Angaben über unbeschriebene Arten von Craw, Lawrence & Monteith (in litt.) vor.

1. *Derolathrus anophthalmus* (Franz), **comb. n.**
   Lathridiomorphus anophthalmus Franz, 1969: 137. – Holotypus ♂, Gran Canaria: „El Brezal", bei Moya, 25. III. 1967, Lorbeerwald (leg. Franz) (Coll. H. Franz).

2. *Derolathrus atomus* Sharp.
   Derolathrus atomus Sharp, in Sharp & Scott, 1908: 431. – Lectotypus ♂, Sandwich-Inseln: Oahu (leg. Perkins) (BMNH), hiermit designiert.

3. *Derolathrus ceylonicus* (Sen Gupta), **comb. n.**
   Gomya ceylonica Sen Gupta, 1979: 696. – Holotypus, Sri Lanka: North Western, Rajakudaluwa, 31. I. 1970 (leg. Mussard, Besuchet & Löbl) (MHNG).

4. *Derolathrus insularis* (Dajoz), **comb. n.**

Gomya insularis Dajoz, 1973: 1052. – Holotypus ♀, Mauritius: Triolet, 28. I. 1971, Gesiebe von Schafsmist (leg. Gomy) (MNHN).

5. *Derolathrus parvulus* (Rücker), **comb. n.**
Gomya parvula Rücker, 1983: 685. – Holotypus, Madaira: Funchal – Ajuda, 19. VIII. 1975, Rebenabfälle (leg. Vit) (MHNG).

6. *Derolathrus sharpi* Grouvelle
Derolathrus sharpi Grouvelle in Grouvelle & Raffray, 1912: 310. – Syntypen, Guadeloupe, 300 m, unter sehr feuchter Rinde (leg. Dufau) (MNHN, BMNH).

7. *Derolathrus troglophilus* (Sen Gupta), **comb. n.**
Gomya troglophila Sen Gupta, 1979: 694. – Holotypus, Fidschi: Viti Levu: Wailotua Cave, 30. III. 1977, feuchte Probe von Fledermausguano (leg. Strinati & Aellen) (MHNG).

5. Diskussion

Crowson (1955) stellte bei der Untersuchung von *Saphophagus* und *Sarothrias* eine Übereinstimmung in folgenden Merkmalen fest: – 1. Metacoxen ohne Furche zur Aufnahme der Femora; – 2. Procoxalhöhlen außen geschlossen; – 3. Antennen gekeult; – 4. Tegmen ringförmig um den Aedoeagus gelegt; – 5. Metendosternit mit 2 vorderen Armen; – 6. Stigmen auf dem 8. Abodminalsegment vorhanden.

Er faßte die beiden deshalb in der Familie Jacobsoniidae zusammen, die er provisorisch den Dermestoidea zuordnete. Obwohl der allgemeine Habitus der beiden eher zu den Cucujiformia paßt, veranlaßte ihn vor allem die Ausbildung eines Stigmas auf dem 8. Abdominalsegment, die Familie zu den Bostrychiformia zu stellen. Im weiteren leitete er von der Ausbildung einer Mola auf den Mandibeln eine mögliche Verwandtschaft zu den Derodontidae ab. Crowson (1959) bestätigte die Zugehörigkeit von *Saphophagus* zu den Dermestoidea aufgrund von Larvalmerkmalen. Lawrence (1980, 1982), Lawrence & Hlavac und Lawrence & Newton (1982) fügten *Derolathrus* (und die Gattungen, die hier mit *Derolathrus* synonymisiert werden) zu den Jacobsoniidae, übernahmen aber sonst vor allem aus praktischen Gründen die Klassifizierung von Crowson, da sie die systematische Stellung der Familie als unsicher bewerteten.

Zwei wesentliche Punkte lassen sich aus den zitierten Arbeiten herauslesen: – 1. Bei allen drei zu den Jacobsoniidae gestellten Gattungen handelt es sich wahrscheinlich um sehr altertümliche Formen; – 2. Die Familie ist hauptsächlich durch plesiomorphe oder als Parallelismen deutbare Merkmale gekennzeichnet.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen diese Befunde. Es konnten keine Synapomorphien gefunden werden, die die 3 Gattungen überzeugend zusammenfassen würden, und es muß deshalb stark an der Holophylie der Jacobsoniidae gezweifelt werden.

6. Literatur

Broun, T. (1893): Manual of the New Zealand Coleoptera. Parts V–VII. – Government Printing Office: 975–1504; Wellington.

Crowson, R. A. (1955): The natural classification of the families of Coleoptera. – 1–187; London (Nathaniel Lloyd & Co., Ltd).

– (1959): Studies on the Dermestoidea (Coleoptera) with special reference to the New Zealand fauna. – Trans. R. ent. Soc. Lond., **111**: 81–94; London.

DAJOZ, R. (1973): Coléoptères Lathridiidae de Madagascar et des Mascareignes. – Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris (3e sér., 85, sept.–oct. 1972, Zoologie), **64**: 1049–1056; Paris.

– (1977): Coléoptères, Colydiidae et Anommatidae paléarctiques. – Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen, **8**: 1–275; Paris.

– (1978): Une espèce nouvelle de l'Inde du genre *Sarothrias* Grouvelle (Coléopères, Sarothriidae). – Bull. mens. Soc. linn. Lyon, **47**: 322–324; Lyon.

FRANZ, H. (1969): Eine neue Gattung und Art aus der Familie Colydiidae von den Kanarischen Inseln (Coleoptera). – Eos, Madr., **44**: 135–139; Madrid.

GROUVELLE, A. (1918): Coleoptera of the families Ostomidae, Monotomidae, Colydiidae and Notiophygidae from the Seychelles and Aldabra Islands. – Trans. ent. Soc. Lond., **1918**: 1–57; London.

GROUVELLE, A. & A. RAFFRAY (1912): Supplément à la liste des Coléoptères de la Guadeloupe. – Annls Soc.ent. Fr., **81**: 289 – 312; Paris.

HELLER, K. M. (1926): Fauna sumatrensis (Beitrag Nr. 29). Rhysodidae et Familia nova Jacobsoniidae (prope Rhysodidae? Col.). – Supplta ent., **14**: 126–128; Berlin.

– (1927): Fauna sumatrensis (Beitrag Nr. 41). Jacobsoniidae (Col.): *Sarothrias* Grouv. und *Jacobsonium* Hllr. – Supplta ent., **15**: 111–112; Berlin.

LAWRENCE, J. F. (1980): A new genus of Indo-Australian Gemplylogini with notes on the constitution od the Colydiidae (Coleoptera). – J. Aust.ent.Soc., **19**: 293–310; Brisbane.

– (1982): Coleoptera. – *In:* S. P. PARKER (ed.): Synopsis and Classification of Living Organisms, **2**: 482–553; New York (McGraw-Hill Book Company).

LAWRENCE, J. F. & T. F. HLAVAC (1979): Review of the family Derodontidae (Coleoptera: Polyphaga) with new species from North America and Chile. – Coleopts Bull., **33**: 369–414; Dryden, N.Y.

LAWRENCE, J. F. & A. F. Jr. NEWTON (1982): Evolution and classification of beetles. – A. Rev. Ecol. Syst., **13**: 261–290.

PAULIAN, R. (1949): Ordre des Coléoptères, deuxième sous-ordre. – Haplogastra. – *In:* P. P. GRASSÉ (ed.): Traité de Zoologie, **9**: 990–1026; Paris.

RÜCKER, H. W. (1983): *Hexasternum* und *Lathrapion*, zwei neue Gattungen und weitere neue Arten der Familie Merophysiidae (Coleoptera). – Revue suisse Zool., **90**: 679–687; Genf.

SEN GUPTA, T. (1979): A new subfamily of Merophysiidae (Clavicornia: Coleoptera) and descriptions of two new species of *Gomya* Dajoz and its larva. – Revue suisse Zool., **86**: 691–698; Genf.

SHARP, D. (1886): On New Zealand Coleoptera, with descripitions of new genera and species. – Scient. Trans. R. Dubl. Soc. (N. S.), **3**: 351–452; Dublin.

SHARP, D. & H. SCOTT (1908): Coleoptera III (various). – Fauna hawaii., **3** (5): 367–579; Cambridge.

SLIPINSKI, S. A. (1986): Description of two new species of *Sarothrias* Grouvelle (Coleoptera, Jacobsoniidae). – Revue suisse Zool., **93**: 59–62; Genf.

Anschrift der Verfasser:

Dr. IVAN LÖBL und Dr. DANIEL BURCKHARDT, Muséum d'Histoire naturelle, Case postale 434, CH–1211 Genève 6, Schweiz.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 423	22 S.	Stuttgart, 15. 11. 1988

The Terrestrial Isopod Genus *Schizidium* in Western Asia (Oniscidea: Armadillidiidae)

By Helmut Schmalfuss, Stuttgart

SMITHSONIAN JAN 1 1989 LIBRARIES

With 63 figures

Summary

After re-examination of types and investigation of new collections of the western Asiatic species ascribed to the genus *Schizidium* the following taxa are considered to be valid species: *S. davidi* (Dollfus, 1887), *S. festai* (Dollfus, 1894), *S. fissum* (Budde-Lund, 1885), *S. hybridum* (Budde-Lund, 1896), *S. oertzeni* (Budde-Lund, 1896), *S. persicum* Schmalfuss, 1986, and *S. tiberianum* Verhoeff, 1923. *Armadillidium bifidum* Dollfus, 1905 and probably *Schizidium almanum* Verhoeff & Strouhal, 1967 are junior **synonyms** of *S. fissum; Pareluma minuta* Omer-Cooper, 1923, *Schizidium kalalae* Frankenberger, 1939, *Armadillidium euphrati* Vandel, 1980, and possibly *Armadillidium granum* Dollfus, 1892 are junior **synonyms** of *S. davidi.* The **new species** *S. osellai, S. reinoehli* and *S. rausi* from Turkey and *S. golovatchi* from Armenia are described. New records are presented for *S. davidi, S. fissum, S. hybridum, S. oertzeni,* and *S. tiberianum.* The diagnostic characters of all treated species are illustrated.

Zusammenfassung

Die Nachuntersuchung von Typenmaterial und die Auswertung neuer Aufsammlungen der westasiatischen *Schizidium*-Arten erweisen die folgenden Taxa als gültige Arten: *S. davidi* (Dollfus, 1887), *S. festai* (Dollfus, 1894), *S. fissum* (Budde-Lund, 1885), *S. hybridum* (Budde-Lund, 1896), *S. oertzeni* (Budde-Lund, 1896), *S. persicum* Schmalfuss, 1986 und *S. tiberianum* Verhoeff, 1923. *Armadillidium bifidum* Dollfus, 1905 und wahrscheinlich *Schizidium almanum* Verhoeff & Strouhal, 1967 sind **Synonyme** von *S. fissum; Pareluma minuta* Omer-Cooper, 1923, *Schizidium kalalae* Frankenberger, 1939, *Armadillidium euphrati* Vandel, 1980 und möglicherweise *Armadillidium granum* Dollfus, 1892 sind **Synonyme** von *S. davidi.* Die **neuen Arten** *S. osellai, S. reinoehli* und *S. rausi* aus der Türkei und *S. golovatchi* aus Armenien werden beschrieben. Für *S. davidi, S. fissum, S. hybridum, S. oertzeni* und *S. tiberianum* werden neue Funde gemeldet. Die diagnostischen Merkmale aller behandelten Arten werden abgebildet.

Contents

1. Introduction 2
2. Genus *Schizidium* Verhoeff, 1901 2
   2.1. *Schizidium oertzeni* (Budde-Lund, 1896) 3

2.2. *Schizidium hybridum* (Budde-Lund, 1896) 5
2.3. *Schizidium osellai* **nov. spec.** 10
2.4. *Schizidium reinoehli* **nov. spec.** 11
2.5. *Schizidium fissum* Budde-Lund, 1885) 11
2.6. *Schizidium ?festai* (Dollfus, 1894) 13
2.7. *Schizidium tiberianum* Verhoeff, 1923 14
2.8. *Schizidium davidi* (Dollfus, 1887) 16
2.9. *Schizidium rausi* **nov. spec.** 18
2.10. *Schizidium golovatchi* **nov. spec.** 18
2.11. *Schizidium persicum* Schmalfuss, 1986 19
3. Literature 21

1. Introduction

„Thanks" to inappropriate original descriptions, no safe identifications of the Asiatic representatives of the genus *Schizidium* were possible by now. *Schizidium davidi* (Dollfus, 1887), as an extreme example, was described four or five times successively. With this situation as a starting point, and without a revision of the type specimens, it was inevitable that most subsequent published records of these species were misidentifications.

Having a number of recently collected *Schizidium*-samples from western Asia at hand, I re-examined types of *„Armadillidium" fissum* Budde-Lund, 1885, *„Armadillidium" davidi* Dollfus, 1887, *„Armadillidium Festae"* Dollfus, 1894, *„Armadillidium" bifidum* Dollfus, 1905, *„Pareluma" minuta* Omer-Cooper, 1923, and *„Armadillidium" euphrati* Vandel, 1980. Based on these type-revisions and an investigation of the new collections, a reasonably clarified account of the Asiatic species of *Schizidium* can be presented.

The following species list is arranged geographically according to the distribution patterns, starting from Asia minor and proceeding as far east as northern Persia.

Abbreviations used:

BML	=	British Museum (Natural History) London;
MCSNV	=	Museo civico di Storia naturale Verona;
MNHNP	=	Musée National d'Histoire Naturelle Paris;
SMF	=	Senckenberg-Museum Frankfurt/Main;
SMNS	=	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (with isopod collection numbers);
ZMB	=	Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin;
ZMM	=	Zoological Museum of the Lomonosov State University Moscow.

I wish to express my sincere thanks to the following persons: Dr. H. Dalens (Toulouse), J. Ellis (BML), Prof. J. Forest (MNHNP), Dr. H.-E. Gruner (ZMB), and Dr. M. Türkay (SMF) for the loan of *Schizidium*-Material; Dr. R. Deeleman (Ossendrecht), Dr. S. Golovatch (Moscow), Prof. R. Kinzelbach (Darmstadt) and his co-workers, Prof. W. Kühnelt (Vienna), D. Liebegott (Frankfurt), Dr. H. Malicky (Lunz), Dr. G. Osella (L'Aquila), A. Pauli (Illingen), Dr. H. Pieper (Kiel), H. Reinöhl (Stuttgart), O. Runze (Kiel), and Dr. W. Schawaller (SMNS) for providing their collections of *Schizidium*-samples; Prof. M. Warburg (Haifa) for his help and guidance in Israel. Field work in Israel was financially supported by the Israel Institute of Technology (Haifa).

2. Genus *Schizidium* Verhoeff, 1901

Type-species: *Armadillidium Oertzenii* Budde-Lund, 1896 (designated by Schmalfuss 1986).

The diagnoses given for *Schizidium* (e. g. Verhoeff 1901: 36, Schmalfuss 1986: 385) do not prove the genus to be a monophyletic taxon inside the Schizidiinae, to

which a number of additional European genera are ascribed (*Eluma, Paraschizidium* and others, see ARCANGELI 1948). An analysis of the phylogenetic interrelationships of these genera, aiming at a clarification of the generic taxonomy of this group, will be the subject of a future publication.

2.1. *Schizidium oertzeni* (Budde-Lund, 1896)

Armadillidium Oertzenii: BUDDE-LUND 1896: 40, 43.
Armadillidium Oertzeni: ARCANGELI 1914: 4, figs. 4–7.
Schizidium Oertzeni: VERHOEFF 1901: 36.
Schizidium oertzeni: VERHOEFF 1923: 226, figs. 7–8; – STROUHAL 1936: 199; 1937 b: 246; – SCHMÖLZER 1965: 304; – SCHMALFUSS 1972 b: 598; 1975: 57; 1979: 29; 1986: 384.
Schizidium oertzenii: STROUHAL 1928: 797; 1929: 112; – ARCANGELI 1948: 19.
Schizidium Oertzenii: ARCANGELI 1929: 259, 265; 1934: 30.

The record of this species from the Tria Nisia islands in the southern Aegaean (STROUHAL 1937 a: 9) probably refers to *S. hybridum,* since the accompanying fig. 5 shows the I. pleopod-exopodite of *S. hybridum.*

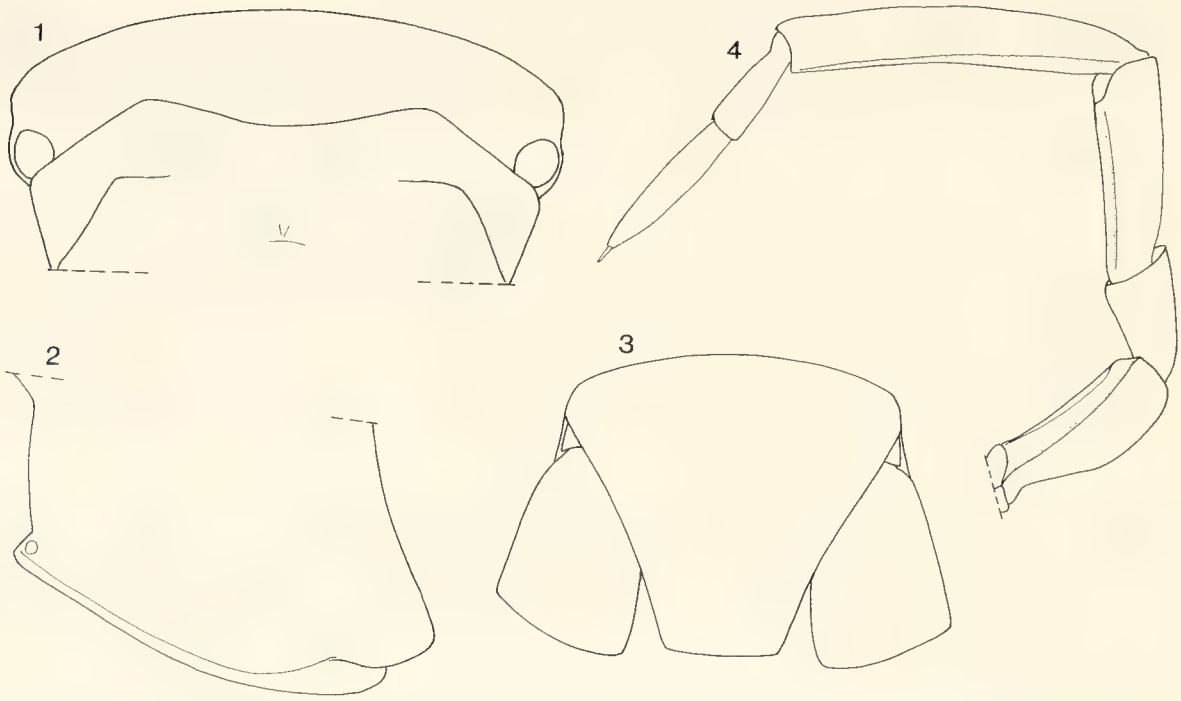
Material examined (all from Greek islands in the southern Aegaean): 5 specimens, island of Naxos, leg. LIEBEGOTT V. 1984 (SMF). – 8 specimens, island of Iraklia S Naxos, leg. LIEBEGOTT IV. 1984 (SMF, SMNS 2082). – 7 specimens, island of Kato Kufonisi S Naxos, leg. LIEBEGOTT 30. IV. 1984 (SMF, SMNS 2083). – 3 specimens, island of Ano Kufonisi S Naxos, leg. LIEBEGOTT V. 1984 (SMF). – 1 specimen, island of Tilos NW Rodhos, leg. LIEBEGOTT 8. X. 1980 (SMNS 1348). – 1 specimen, island of Khalki W Rodhos, leg. LIEBEGOTT 7. IV. 1982 (SMNS 1452). – 1 specimen, island of Rodhos, leg. LIEBEGOTT 16. X. 1980 (SMNS 1351). – 2 specimens, island of Rodhos, leg. PAULI & SCHMALFUSS IV. 1981 (SMNS 1387, 1389). – 20 specimens, island of Rodhos, leg. SCHAWALLER IV. 1980 (SMNS 1150, 1152, 1154, 1157, 1158, 1159, 1160). – 1 specimen, island of Saria N Karpathos, leg. PIEPER 28. IV. 1983 (SMNS 2033). – 46 specimens, island of Karpathos, leg. PIEPER & SCHMALFUSS IV. 1982 (SMNS 1448, 1449, 1450, 1463, 1465, 1466, 1467, 1468, 1476, 1478). – 1 ♂ (20 mm long, see figs. 1–12), island of Karpathos, leg. PIEPER 13. III. 1966 (SMNS 1026, SCHMALFUSS 1972 b). – 6 specimens, island of Kasos SW Karpathos, leg. PIEPER & SCHMALFUSS IV. 1982 (SMNS 1454, 1495, 1497). – 13 specimens, island of Kasos, leg. SCHMALFUSS IV. 1983 (SMNS 1970, 1981). – 12 specimens, island of Armathia N Kasos, leg. PIEPER & SCHMALFUSS 19. IV. 1983 (SMNS 1967, 2035).

Distribution (map fig. 13): Greece: Kown from the Aegaean islands of Naxos, Iraklia S Naxos, Kato Kufonisi S Naxos, Ano Kufonisi S Naxos, Keros S Naxos, Tilos NW Rodhos, Khalki W Rodhos, Rodhos, Saria N Karpathos, Karpathos, Kasos SW Karpathos, Armathia N Kasos. The examined material contains the first records for the islands of Iraklia, Kato Kufonisi, Ano Kufonisi, Tilos, Khalki, Saria, and Armathia.

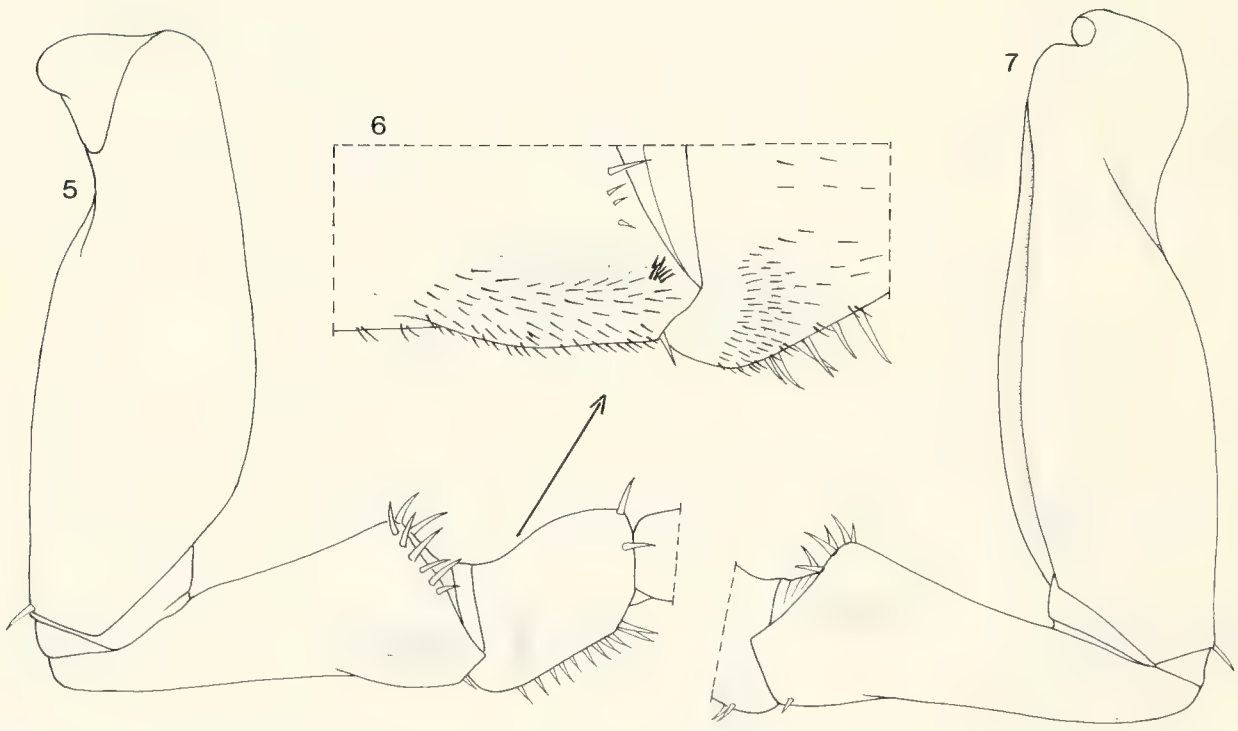
Turkey: BUDDE-LUND (1896) reports this species also from „Karien", a name used at that time for the southwestern region of Asia minor. Subsequent records from that area are lacking.

Dimensions: Maximum length 26 mm for ♀♀ and 20 mm for ♂♂.

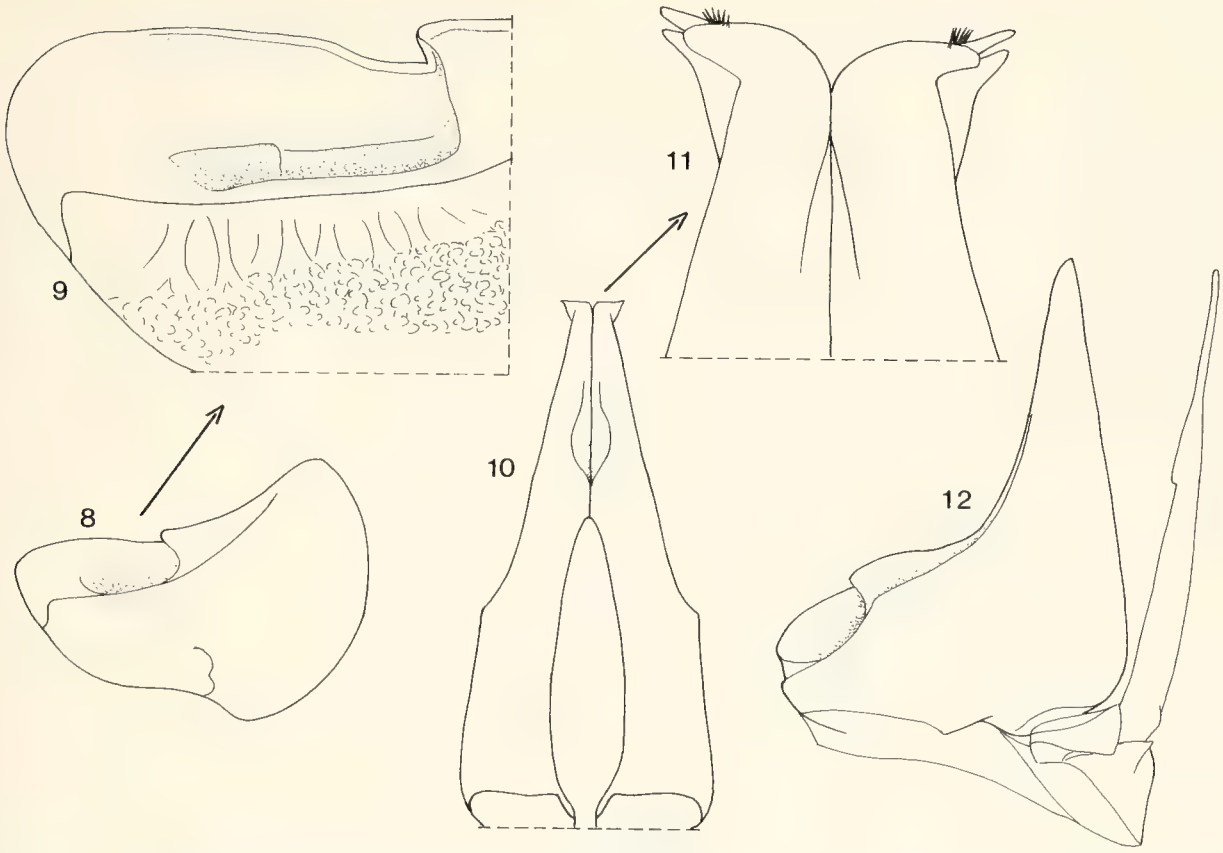
Diagnostic characters: Head with continuous frontal ridge (fig. 1); caudal schisma in pereon-epimeron I with inner lobe considerably shorter than outer lobe (fig. 2); telson with slightly concave sides, apex broadly truncated (fig. 3); antenna short and slender (fig. 4), distal article of flagellum 1.5times the length of proximal article; ischium in male pereopod VII distally with bulbous ridge on frontal side (figs. 5–6), basipodite VII not laterally enlarged as in the species from the Near East (fig. 7); male pleopod-exopodite I with pointed hind-lobe (fig. 8), entrance to the



Figs. 1–4. *Schizidium oertzeni*, ♂, 20.0×8.3 mm; island of Karpathos (SMNS 1026). – 1. Head in frontal view, – 2. Pereon-epimeron I in lateral view, – 3. Telson with uropods in situ, – 4. Antenna.



Figs. 5–7. *Schizidium oertzeni*, same ♂ as before, pereopod VII. – 5. Basipodite, ischium and merus in caudal view; – 6. As before, distal part of ischium and proximal part of merus enlarged; – 7. Basipodite and ischium of the same leg in frontal view.



Figs. 8–12. *Schizidium oertzeni*, same ♂ as before. – 8. Pleopod-exopodite I, – 9. As before, „tracheal field" enlarged; – 10. Pleopod-endopodite I, – 11. Tips of endopodites I enlarged, – 12. Pleopod II.

„pseudotracheae" (lungs) closed to a narrow slot (fig. 9); endopodite I see figs. 10–11, pleopod II see fig. 12; uropod-exopodite trapezoidal (fig. 3).

Remarks: If the distribution of *S. oertzeni* is compared with the records of *Armadillidium vulgare* in the Aegaean region (see map fig. 13), it becomes apparent that the two species do not coexist anywhere. So it is tempting to explain the present distribution pattern of *S. oertzeni* by competitive exclusion. The species lives in phrygana and macchia biotopes. The closest relative of *S. oertzeni* is probably *S. osellai* nov. spec. from the mainland of Asia minor.

2.2. *Schizidium hybridum* (Budde-Lund, 1896)

Armadillidium hybridum: Budde-Lund 1896: 40, 44.
Schizidium hybridum: Verhoeff 1901: 36; 1923: 226; – Strouhal 1929: 112; 1936: 199; 1937 b: 247; – Arcangeli 1936: 6; 1937: 77, figs. I–III; 1948: 25; – Vandel 1958: 82; – Schmölzer 1965: 303; – Schmalfuss 1972 a: 51; 1972 b: 57; 1975: 57; 1979: 29; – Schmalfuss & Schawaller 1984: 13.

Material examined: 1 ♀, Crete, Fassas valley (23°53′/35°24′), leg. Malicky 18. II. 1981 (SMNS 2048). – 2 specimens, Crete, 14 km W Iraklio, leg. Schmalfuss 7. IV. 1982 (SMNS 1909). – 1 ♀, Crete, Psiloriti mountains, Nidda-Kusakas, leg. Kühnelt 19. IV. 1962 (SMNS 1326). – 1 ♀, Crete, Festos, leg. Liebegott 26. XII. 1979 (SMNS 1142). – 3 specimens, Crete, Ierapetra, leg. Liebegott 29. XII. 1979 (SMNS 1143). – 5 specimens, SE-Aegaean, island of Kasos SW Karpathos, leg. Schmalfuss IV. 1982 and IV. 1983 (SMNS 1497, 1980). – 19 specimens, SE-Aegaean, island of Karpathos, leg. Pieper & Schmalfuss IV. 1982 and IV. 1983 (SMNS 1475, 1478, 1450, 1984). – 27 specimens, SE-Aegaean, island of Saria N Kar-

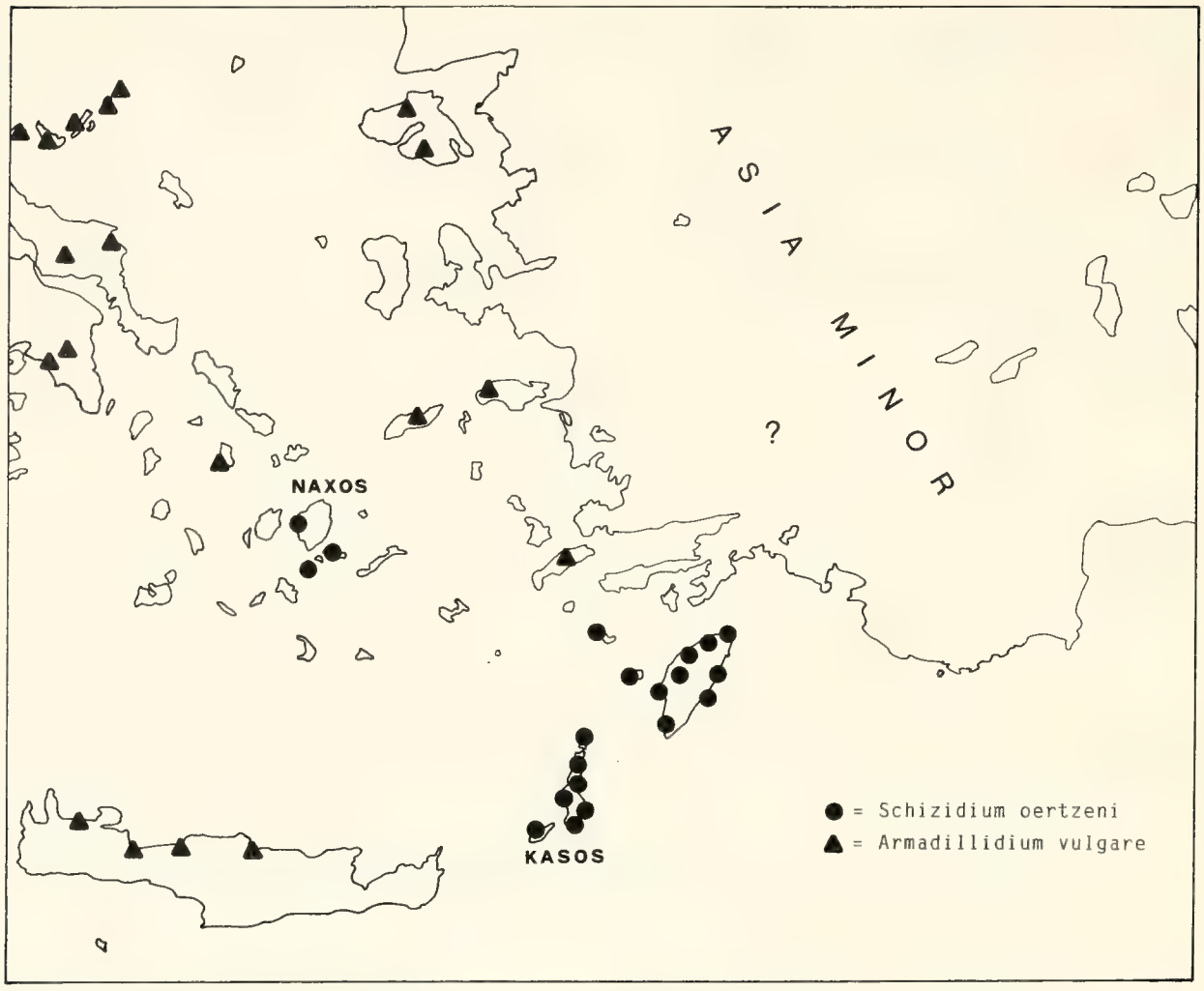
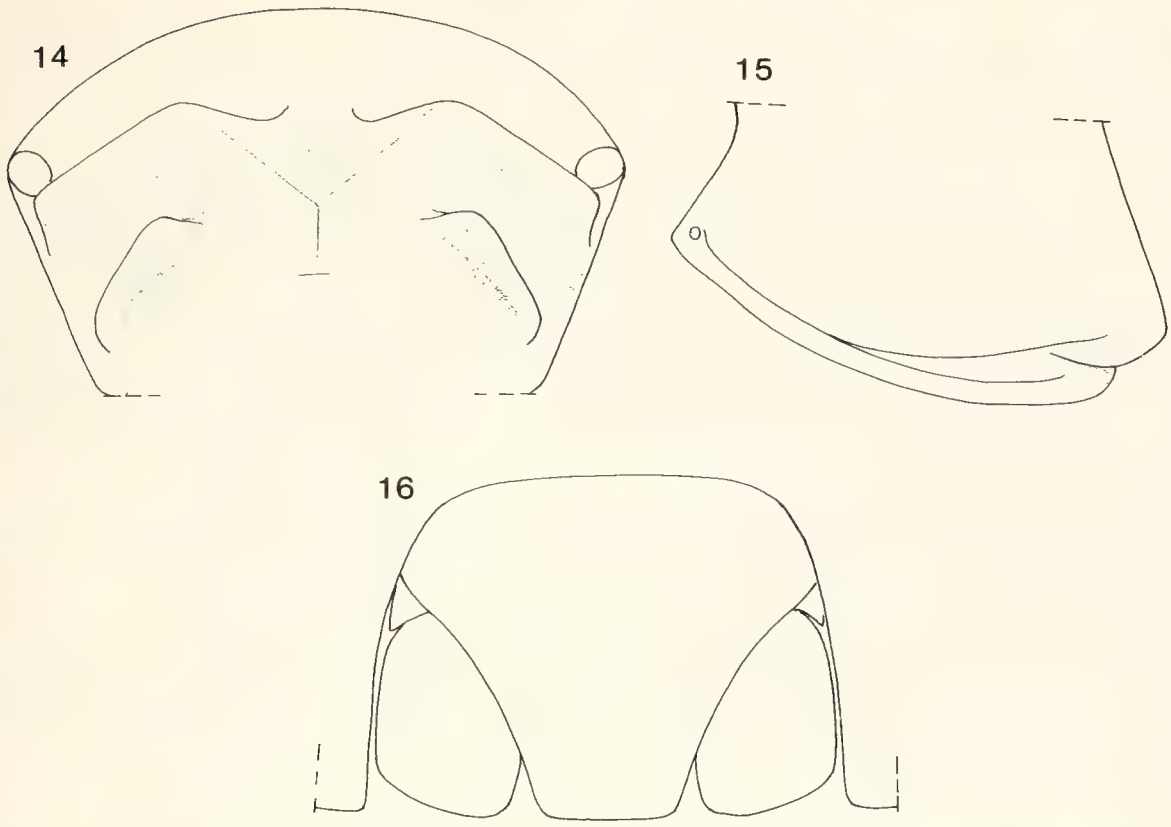


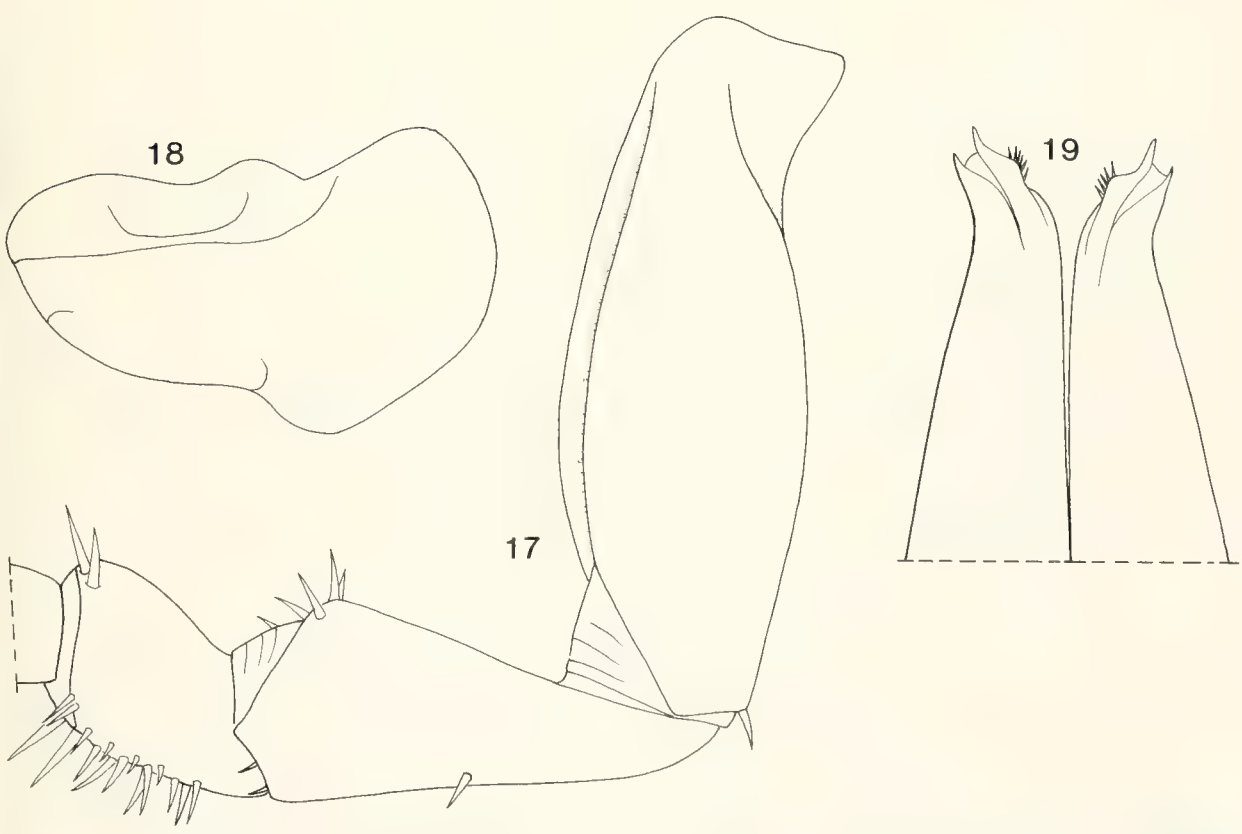
Fig. 13. Safe records of *Schizidium oertzeni* and of *Armadillidium vulgare* in the southern Aegaean, suggesting competitive exclusion of the two species.

pathos, leg. Pieper & Schmalfuss 28. IV. 1983 (SMNS 1968, 2033). – 36 specimens, SE-Aegaean, island of Kos, leg. Schmalfuss V. 1976 (SMNS 1683, 1687, 1691, Schmalfuss 1979). – 3 specimens, SE-Aegaean, island of Nisiros S Kos, leg. Liebegott 5. X. 1980 (SMNS 1346). – 2 specimens, island of Nisiros, leg. Pieper & Runze 10. IX. 1981 (SMNS 1436). – 1 ♀, SE-Aegaean, island of Tilos NW Rodhos, leg. Liebegott 23. V. 1983 (SMNS 1992). – 1 ♀, island of Khalki W Rodhos, leg. Liebegott 7. IV. 1982 (SMNS 1452). – 1 ♂ (10×4 mm, see figs. 14–19), island of Simi N Rodhos, leg. Schmalfuss 14. V. 1976 (SMNS 1668, Schmalfuss 1979). – 1 ♀, island of Simi, leg. Liebegott 12. X. 1980 (SMNS 1347). – 16 specimens, island of Simi, leg. Pauli & Schmalfuss IV. 1981 (SMNS 1377, 1381, 1384). – 2 specimens, islet of Ayia Marina (100 m diameter) in front of Pedhi on island of Simi, leg. Pauli & Schmalfuss 15. IV. 1981 (SMNS 1386) – 6 specimens, island of Nimos N Simi, leg. Pauli & Schmalfuss 15. IV. 1981 (SMNS 1382). – 1 ♂, island of Rodhos, leg. Schmalfuss 13. V. 1976 (SMNS 1662, Schmalfuss 1979). – 10 specimens, island of Rodhos, leg. Schawaller IV. 1980 (SMNS 1151, 1154, 1158, 1159, 1160). – 2 specimens, island of Rothos, leg. Pauli & Schmalfuss IV. 1981 (SMNS 1385, 1387). – 1 ♀, Greek island of Kastellorizo (= Meyisti) 100 km E Rodhos, leg. Liebegott 14. V. 1983 (SMNS 1991). – 1 ♂, 1 ♀, SW-Turkey, district Antalya, Bey Dağlari, Yaçakiftlik, 1200–2200 m, leg. Osella 8. VII. 1973 (♂: SMNS 11245, ♀: MCSNV). – 1 ♂, 1 ♀, NW-Turkey, district Eskişehir, Çukurhisar, leg. Osella 12. VIII. 1972 (MCSNV).

Distribution (map fig. 20): Greece: Islands of the southeastern Aegaean south of Samos and east of Santorini and Crete. The examined material contains the first records for the islands of Nimos, Tilos, Khalki, Kastellorizo, Saria and Kasos.



Figs. 14–16. *Schizidium hybridum*, ♂, 10.0×4.0 mm; island of Simi (SMNS 1668); Simi is the type locality. – 14. Head in frontal view, – 15. Pereon-epimeron I in lateral view, – 16. Telson and uropods in situ.



Figs. 17–19. *Schizidium hybridum*, same ♂ as before. – 17. Pereopod VII in frontal view, – 18. Pleopod-exopodite I, – 19. Tips of pleopod-endopodites I.

Turkey: The two records from the north and the south of Asia minor, being the first records of this species from the Turkish mainland, suggest *S. hybridum* to populate the area between the reported localities (see map. fig. 20).

Dimensions: Biggest specimen 13.0×5.5 mm (♀ from island of Khalki W Rodhos).

Diagnostic characters: Head with interrupted frontal ridge (fig. 14); caudal schisma in pereon-epimeron I with inner lobe considerably shorter than outer lobe (fig. 15), in the hind part of the epimeron with a secondary ridge above base of outer lobe; telson as in *S. oertzeni* with slightly concave sides and broadly truncated apex (fig. 16); ischium of male pereopod VII without any sexual specializations (fig. 17); male pleopod-exopodite I with rounded inner lobe (fig. 18); tips of male pleopod-endopodite I see fig. 19.

Remarks: The type of this species has been collected on the island of Simi (Budde-Lund 1896). Therefore the drawings of the diagnostic characters are based on a male specimen from this island.

If the interrupted frontal line is considered as a common derived character *S. golovatchi* nov. spec. should be the closest known relative of *S. hybridum*. *S. hybridum* lives in the same biotopes as *S. oertzeni* (macchia and phrygana) but apparently prefers wetter micro-habitats.

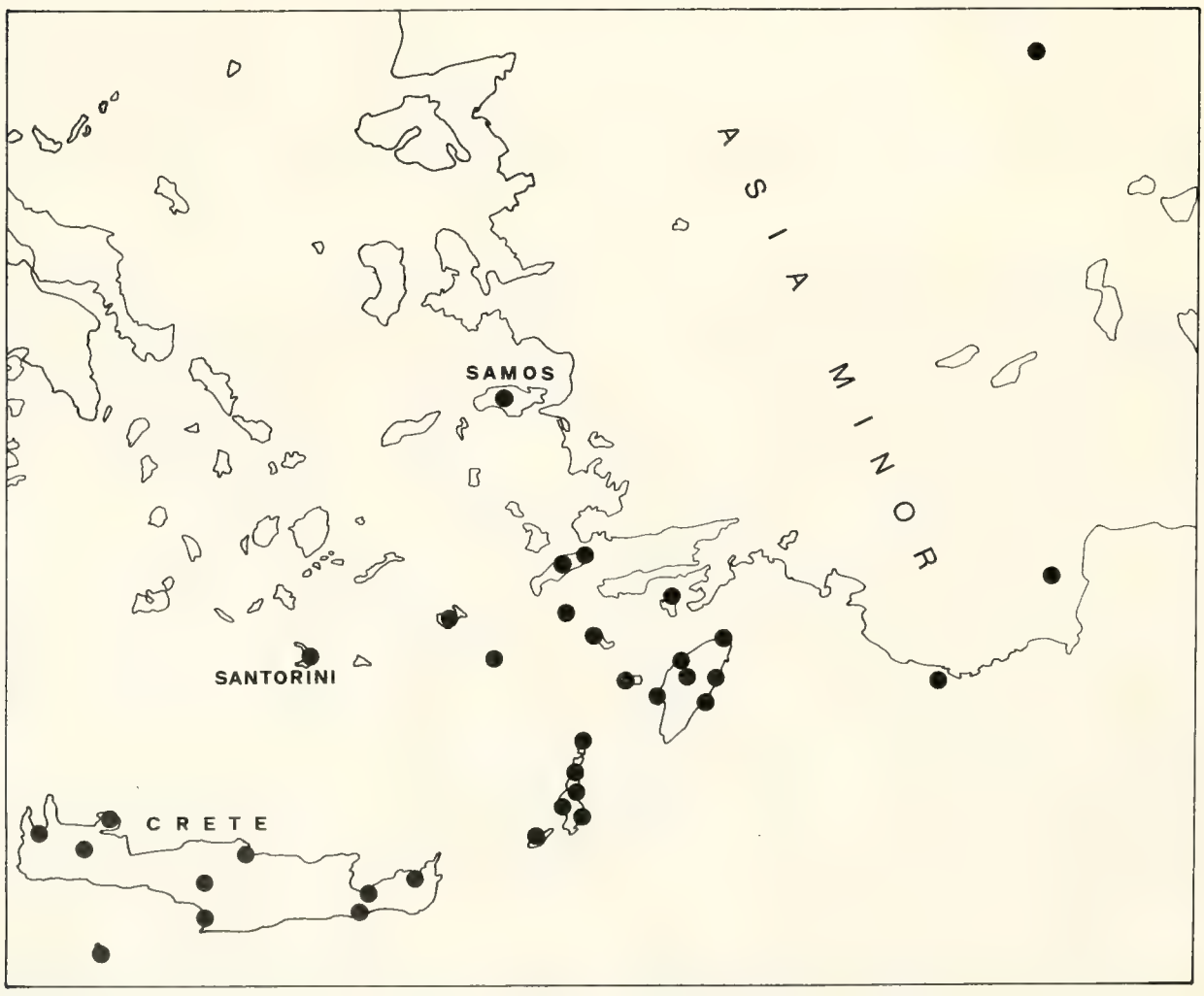
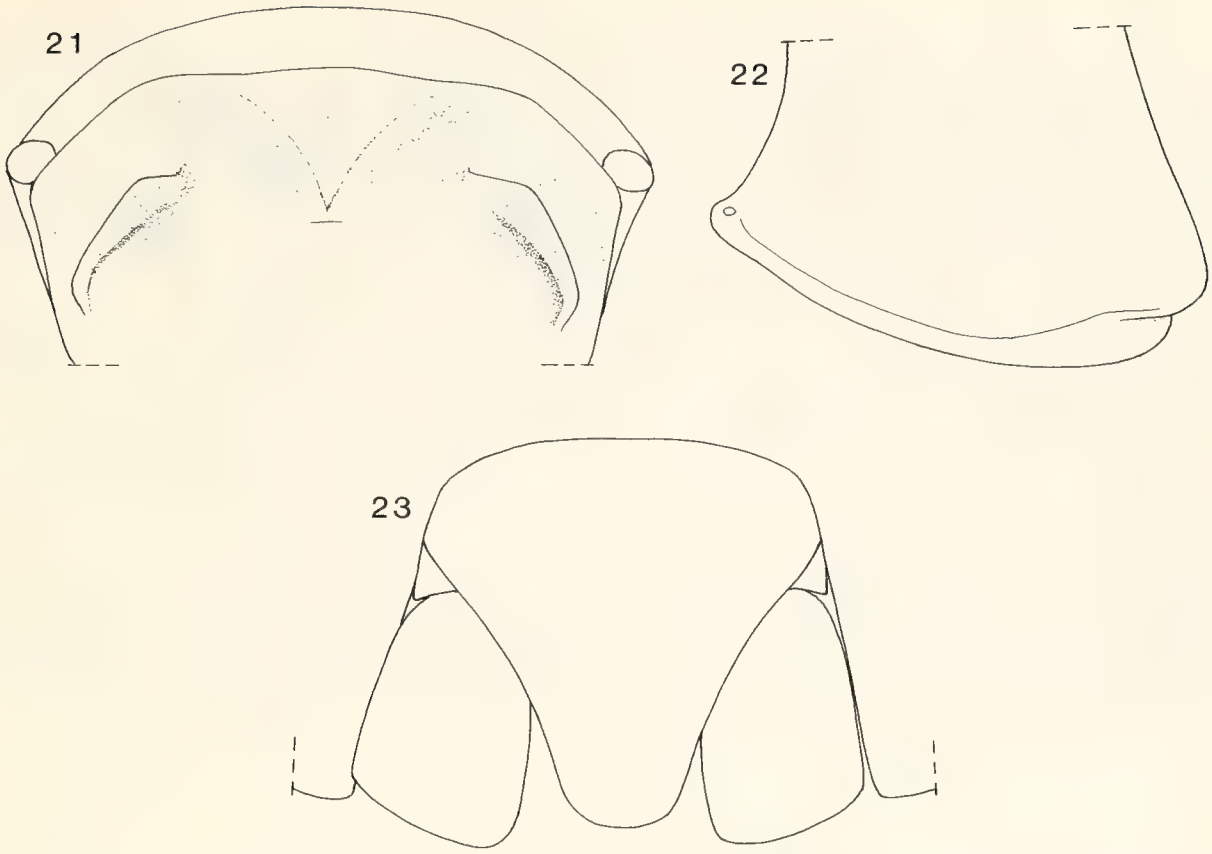
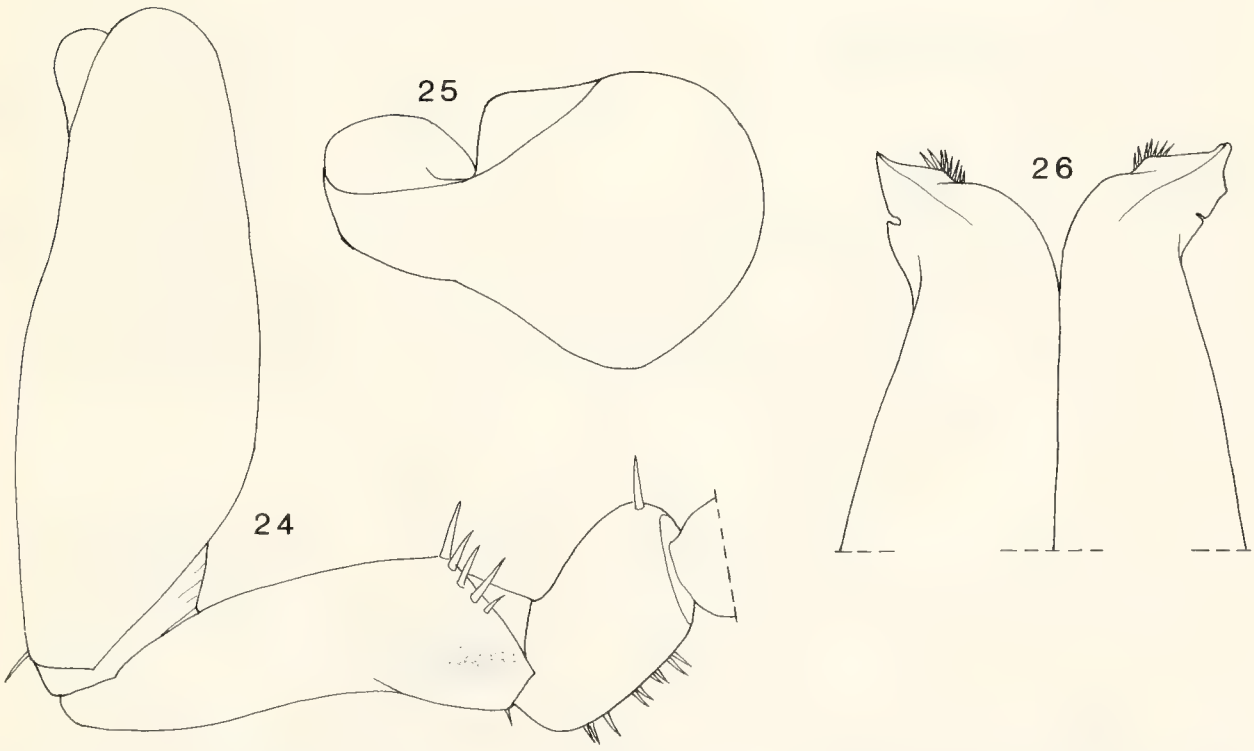


Fig. 20. Known distribution of *Schizidium hybridum*.



Figs. 21–23. *Schizidium osellai* nov. spec., holotype ♂. – 21. Head in frotal view, – 22. Pereon-epimeron I in lateral view, – 23. Telson and uropods in situ.



Figs. 24–26. *Schizidium osellai* nov. spec., holotype ♂. – 24. Pereopod VII in caudal view, – 25. Pleopod-exopodite I, – 26. Tips of pleopod-endopodites I.

2.3. *Schizidium osellai* nov. spec.

Material examined: 3 ♂♂, 22 ♀♀ (holotype ♂ 7.5×2.9 mm), W-Turkey, Manisa district, Boz dağ, 1300–1900 m, leg. Osella 4. VII. 1973 (holotype ♂, 1 paratype ♂ and 19 paratype ♀♀: MCSNV, 1 paratype ♂ and 3 paratype ♀♀: SMNS T221).

Derivatio nominis: The species is named after Dr. G. Osella (L'Aquila, Italy), who collected, among many other interesting isopod samples, the type series of this species.

Dimensions: Maximum size of ♂ 7.5×2.9 mm, of ♀ 9.0×3.7 mm.

Diagnostic characters: Head with continuous frontal ridge (fig. 21); caudal schisma in pereon-epimeron I with inner lobe considerably shorter than outer lobe (fig. 22); telson (fig. 23) with slightly concave sides, apex broadly rounded, narrower than in *S. oertzeni* and *S. hybridum;* ischium of male pereopod VII ventrally concave, distally on frontal side with bulbous ridge (fig. 24) as in *S. oertzeni;* male pleopod-exopodite I (fig. 25) with hind-lobe reduced and broadly rounded, „tracheal" field with deep incision; tips of male endopodites I see fig. 26.

Remarks: Taking the specializations on the male ischium VII and the deep incision in the „tracheal" field of pleopod-exopodite I as common derived characters of *S. osellai* and *S. oertzeni,* the latter should be the closest relative of *S. osellai.*

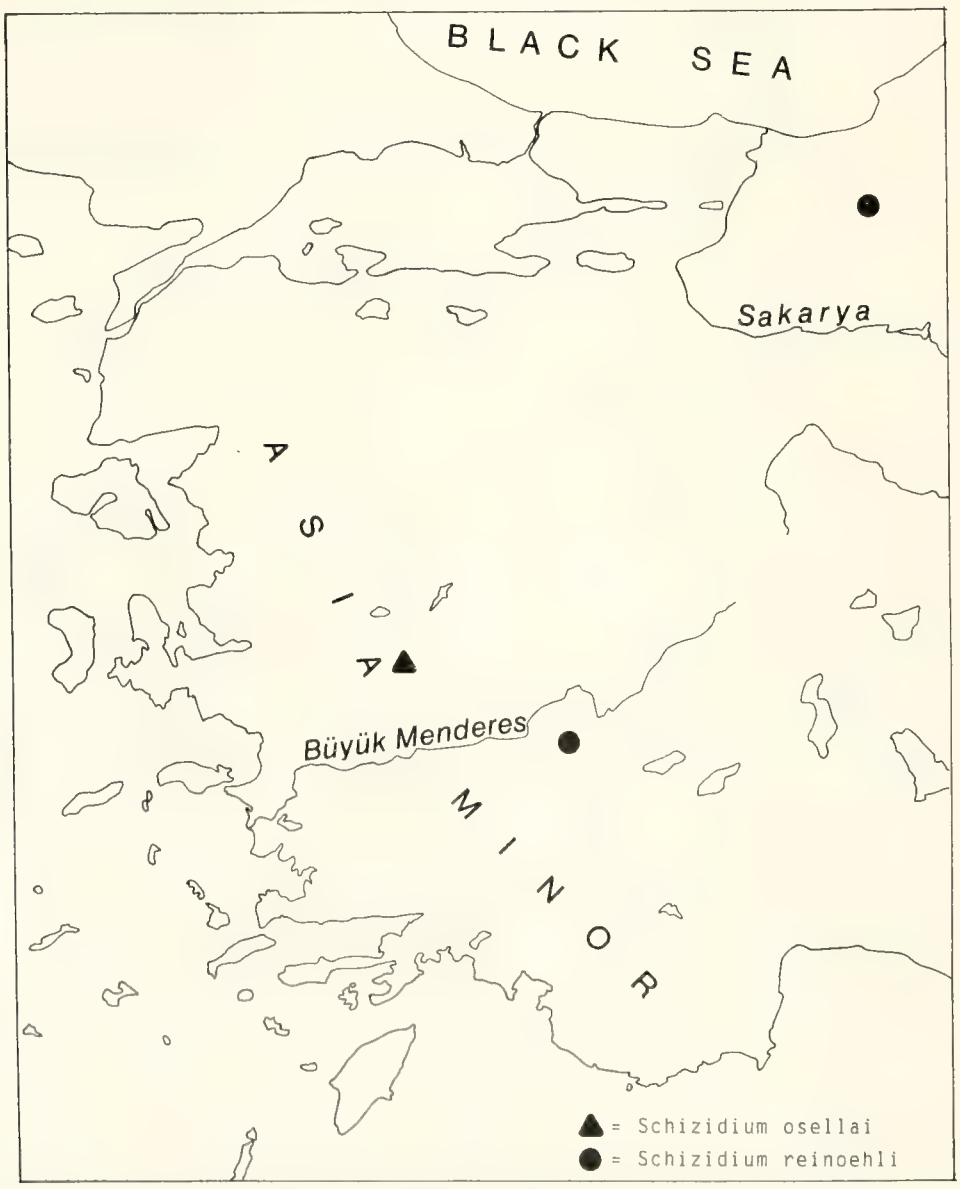
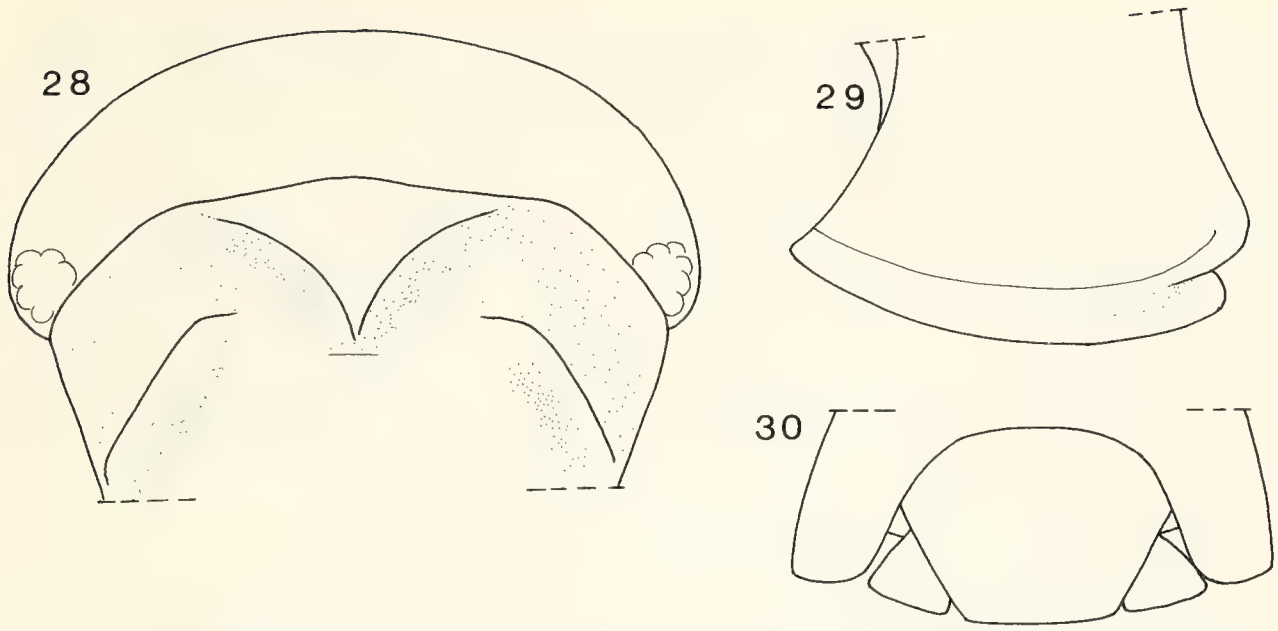


Fig. 27. Records of *Schizidium osellai* nov. spec. and of *S. reinoehli* nov. spec.



Figs. 28–30. *Schizidium reinoehli* nov. spec., holotype ♀. – 28. Head in frontal view, – 29. Pereon-epimeron I, lateral view; – 30. Telson and uropods in situ.

2.4. *Schizidium reinoehli* nov. spec.

Material examined: 1 ♀ with marsupium, 3.7×1.0 mm (holotype), W-Turkey, Pamukkale W Denizli, leg. Reinöhl 9. IV. 1986 (SMNS T217). – 1 ♀ (paratype), NW-Turkey, Lake Abant near Bolu, 1000 m, leg. Osella 30. VI. 1972 (MCSNV).

Derivatio nominis: The new species is dedicated to Dipl.-Agr. H. Reinöhl (Stuttgart), who collected the holotype.

Diagnostic characters: Head with well-developed and continuous frontal ridge (fig. 28). Eyes with 10 ommatidia. Pereon-epimeron I with schisma whose inner lobe is slightly shorter than the outer one (fig. 29); a ledge runs from above the base of the outer lobe of the schisma to the frontal margin of the epimeron (not in continuation of this as in *S. davidi*). Telson wider than long, very broadly truncated (fig. 30). „Normal" brownish coloration.

Remarks: The small size and the shape of the telson points to the European species of *Paraschizidium* and *Typhloschizidium* which are, however, blind and without pigmentation. As long as the phylogenetic and systematic situation of the genera with schisma is not clarified I consider a preliminary ascription of this new species to the genus *Schizidium* a reasonable solution for the time being.

2.5. *Schizidium fissum* (Budde-Lund, 1885)

Armadillidium fissum: Budde-Lund 1885: 298.
Armadillidium bifidum: Dollfus 1905: 163, 172, fig. 1.
Schizidium fissum: Arcangeli 1948: 28; – Vandel 1965: 826; – Strouhal 1968: 364.
Schizidium festae (non Dollfus): Vandel 1955: 516 (at least ♂ from Les Cèdres, see below); 1965: 826.
Schizidium festai (non Dollfus): Strouhal 1968: 364, figs. 73–86.

For all other reports of *S. fissum* or *S. festai* the species identity remains doubtful (e. g. Verhoeff 1923, Arcangeli 1936). Perhaps *S. almanum* Verhoeff & Strouhal, 1967, described after ♀♀ from S-Turkey (Hatay = Antakya), is synonymous with *S. fissum*. In the same region the ♂ reported and illustrated below has been collected.

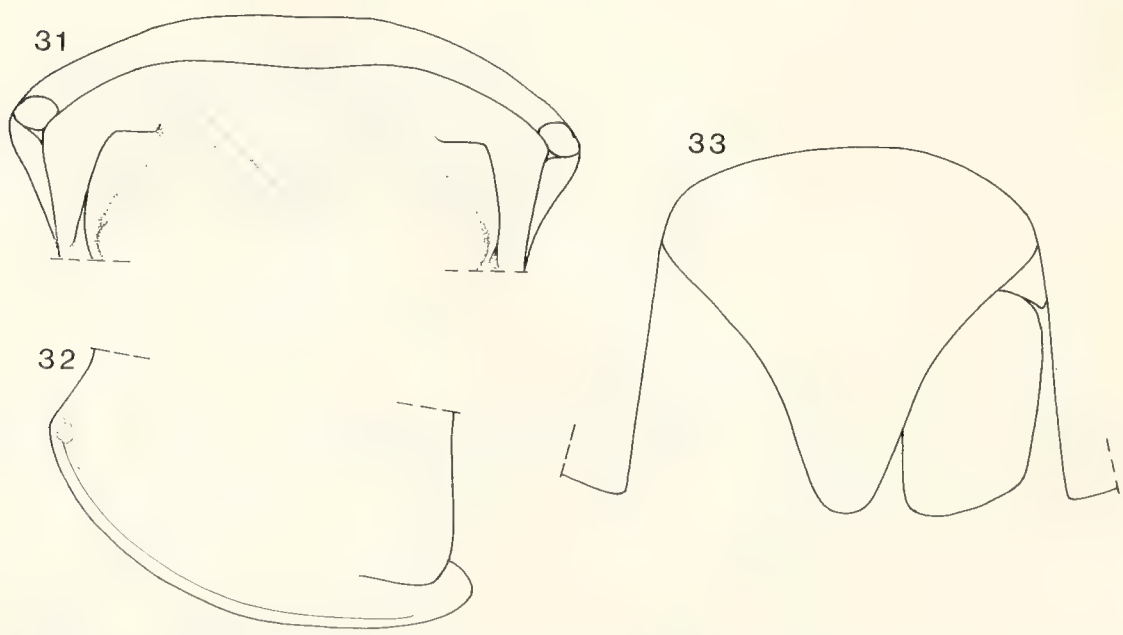
Material examined: 1 ♀ (holotype, 9×4 mm), Cyprus, Collection SIMON (MNHNP Nr. Is. 1994, BUDDE-LUND 1885). – 3 ♀♀ (syntypes of *Armadillidium bifidum*), Cyprus, Famagusta, leg. CECCONI 1898–99 (MNHNP Nr. Is. 2108, DOLLFUS 1905 as *Armadillidium bifidum*). – 1 ♀, Cyprus, „Episkopi Game Reserve", leg. DEELEMAN 12. XII. 1985 (SMNS 11227). – 1 ♀, N-Cyprus, Pentadhaktilos, leg. LIEBEGOTT 28. XII. 1985 (SMF). – 3 ♀♀, N-Cyprus, 10 km NW Dipkarpaz, leg. LIEBEGOTT 1. I. 1986 (SMF). – 1 ♂, S-Turkey, Antakya, mountain Habib Neccar, leg. KINZELBACH et alii 18. IX. 1982 (SMNS 11188). – 1 ♀ (with abnormal telson, see below), S-Turkey, „Mersina", leg. W. SIEKE (ZMB). – ? 1 ♀, Israel, N Qiryat Gat, S Tirosh, 150 m, leg. SCHAWALLER, SCHMALFUSS & WARBURG 12. II. 1987 (SMNS 11239). – ? 1 ♀, Jordan, ruins of Umm Qais, leg. KRUPP & SCHNEIDER 29. XI. 1980 (SMNS 11171).

Distribution: Cyprus, southern Turkey (along Gulf of Iskenderun), Lebanon. Possibly this species also occurs in Israel and NW-Jordan where however males have yet to be collected.

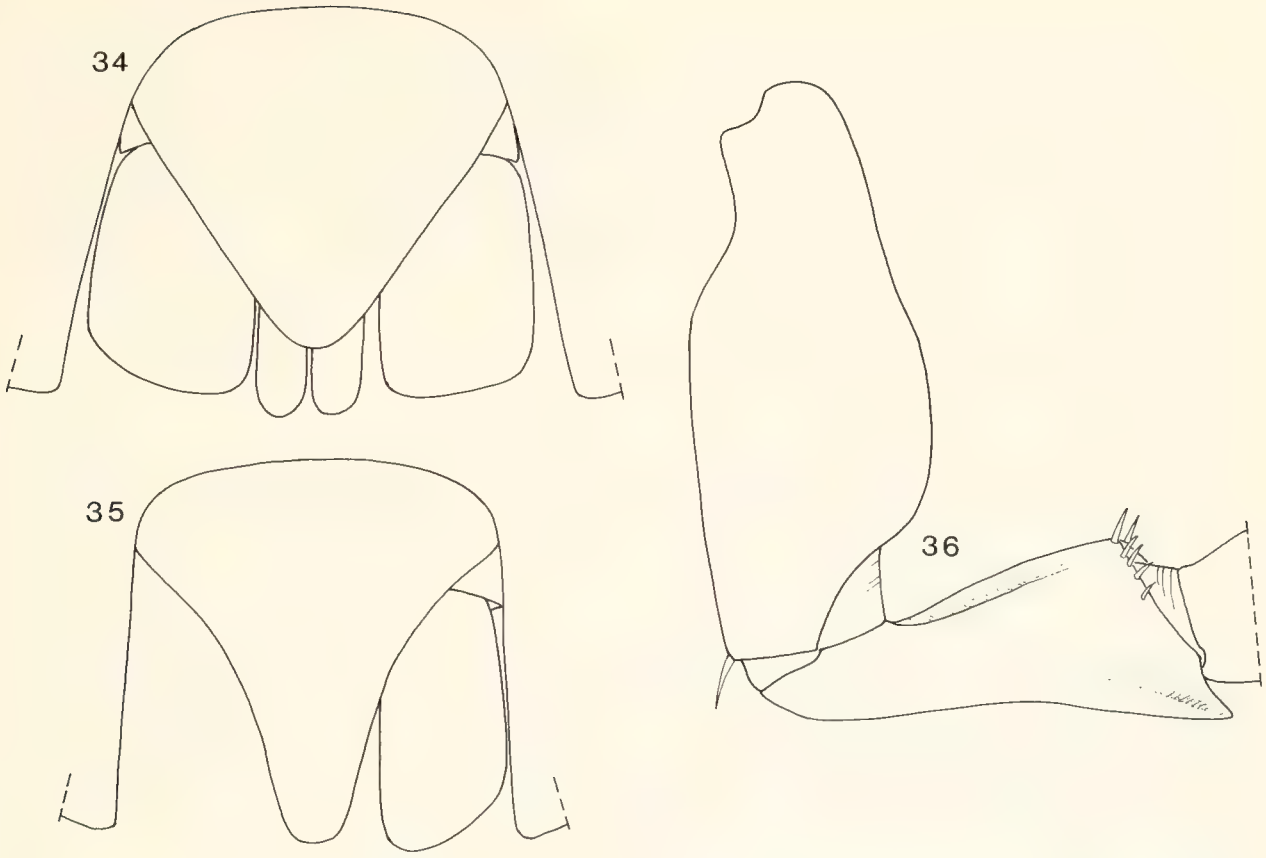
Dimensions: Maximal length 14 mm in ♀♀, 9 mm in ♂♂.

Diagnostic characters: Head with continuous frontal ridge (fig. 31). Inner lobe of schisma surpasses outer lobe backwards (fig. 32). Telson with rounded apex and slightly concave sides (fig. 33). One ♀ from Mersin in southern Turkey has a shortened telson with straight sides (fig. 34), as it has been reported by STROUHAL (1968: 366) in a ♀ from Cyprus. Ischium VII ♂ with a ventral-proximal prolongation (fig. 36, illustration from the opposite side of the appendage in STROUHAL 1968). Pleopod-exopodite I ♂ completely without hind-lobe (see STROUHAL 1968, fig. 82).

Remarks: The type specimen of *S. fissum* is a ♀. ♀♀ can be distinguished from *S. tiberianum* and *S. festai* by the shape and proportions of the schismatic lobes. A safe identification is, however, only possible by the male sexual characters (VII. pereopod, I. pleopod-exopodite). STROUHAL (1968) has illustrated the diagnostic characters of a species from Cyprus which he identified as *S. festai,* which agrees, however, completely with the type-specimen of *S. fissum,* as far as the female characters are concerned. The male characters of this species from Cyprus are identical with those of a ♂ from Antakya (S-Turkey) and, according to STROUHAL, with those of



Figs. 31–33. *Schizidium fissum*, holotype ♀. – 31. Head in frontal view, – 32. Pereon-epimeron I, lateral view; – 33. Telson and right uropod in situ.



Figs. 34–36. *Schizidium fissum.* – 34. Abnormal telson in ♀ from Mersin, S-Turkey (ZMB); – 35. ♂, 8.5 mm long, from Antakya, S-Turkey (SMNS 11188), telson and uropod in situ; – 36. Same ♂, basipodite and ischium of pereopod VII in caudal view.

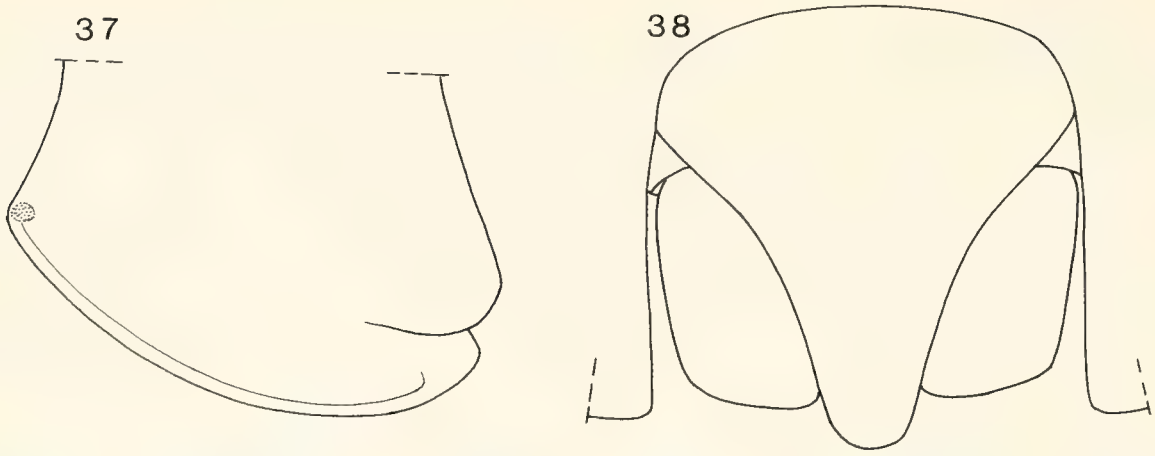
a ♂ from the Lebanese mountains, which has been reported by VANDEL 1955: 516) and re-examined by STROUHAL. The situation is complicated by the fact that the type-material of *S. festai* (Dollfus, 1984) also originates from the Lebanese mountains, and on the other hand by ARCANGELI's report of a species from Cyprus, with illustrations of the male characters that seem to differ from those figured by STROUHAL (1968). The type-series of *S. festai* and ARCANGELI's material from Cyprus have been deposited in the Natural History Museum in Torino where they are apparently not accessible for the time being. A ♀ which probably belongs to the type-series of *S. festai* is located in the Natural History Museum of Paris and could be examined for the present study. This ♀ clearly differs from *S. fissum* and from the specimens identified by STROUHAL as *S. festai* by the proportions of the schisma.

2.6. *Schizidium ?festai* (Dollfus, 1984)

Armadillidium Festae: DOLLFUS 1894: 2, figs. 1–5.

Material examined: 1 ♀ (12.0×5.2 mm) labelled „*Armadillidium Festae* Dollfus, Cèdres du Liban (Dr. Festa)" (MNHNP Nr. Is. 1995, ? DOLLFUS 1894).

According to these labelling data this specimen should be a syntype of „*Armadillidium Festae*" Dollfus, 1894; the other type-specimens, possibly also ♂♂, were deposited in the Natural History Museum of Torino (see under *S. fissum*). The examined ♀ differs clearly from *S. fissum* by the proportions of the schisma, the



Figs. 37–38. *Schizidium ?festai*, ?syntype ♀ („Cèdres du Liban", MNHNP). – 37. Pereon-epimeron I in lateral view, – 38. Telson and uropods in situ.

inner lobe being shorter, not longer than the outer one (fig. 37). The other diagnostic characters fall into the variation range of *S. fissum*. Telson see fig. 38.

The specimens identified as *S. festai* by Vandel (1955, 1965) and Strouhal (1968) belong with all probability to *S. fissum;* the identity of the specimens reported by Arcangeli (1936) as *S. festai* remains unclear.

2.7. *Schizidium tiberianum* Verhoeff, 1923

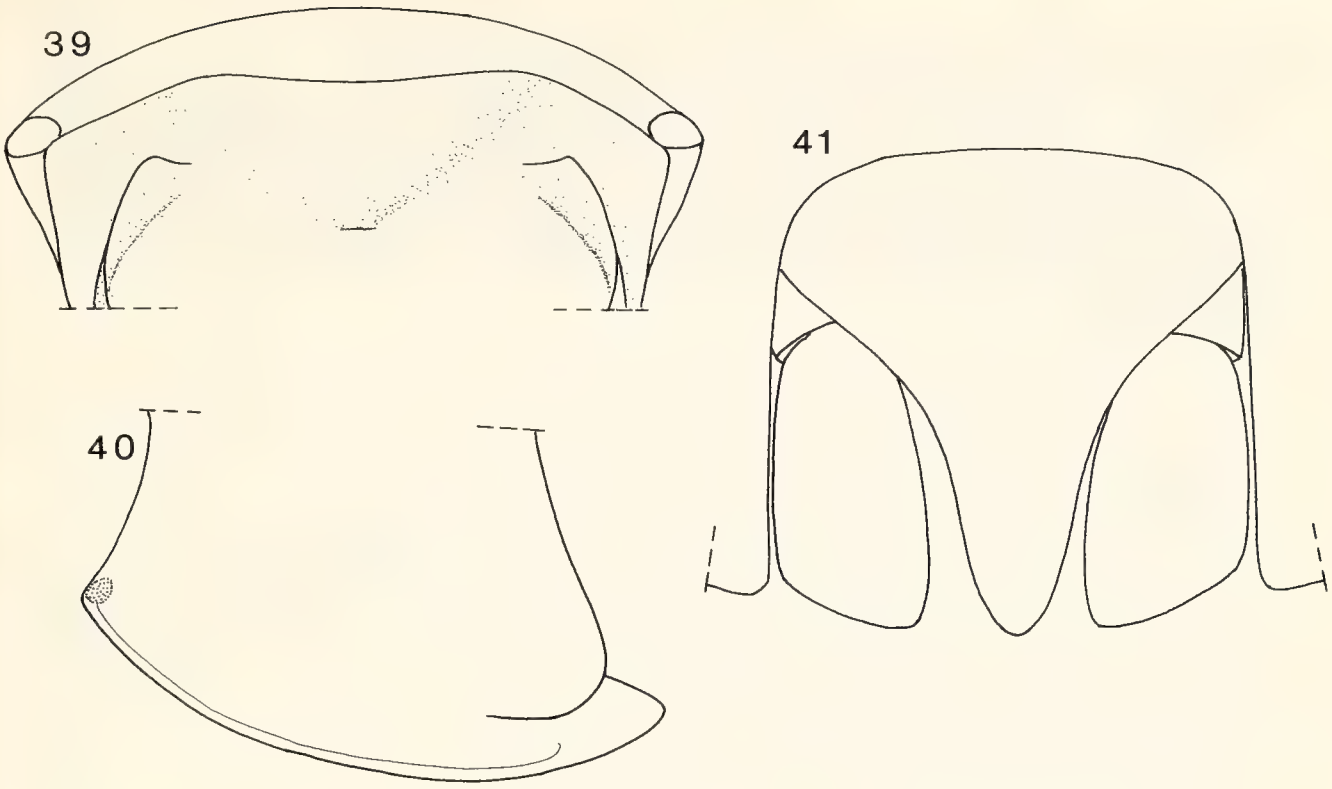
Armadillidium fissum (non Budde-Lund): Dollfus 1892: 5.
Schizidium tiberianum: Verhoeff 1923: 227, fig. 9; – Verhoeff & Strouhal 1967: 496; – Arcangeli 1936: 7 (as synonym of *S. „Festae"*); 1948: 23 (as synonym of *S. „Festae"*); – Vandel 1955: 516; – Strouhal 1968: 370; – Schmalfuss 1986: 385.
Schizidium festai tiberianum: Pretzmann 1974: 451; – Strouhal & Pretzmann 1975: 652, figs. 31–47.
Schizidium festai (non Dollfus): Warburg, Rankevich & Chasanmus 1978: 158 ff.; – Warburg, Linsenmair & Bercovitz 1984: 344 ff.

Material examined: 1 ♀, „Syrie", leg. R. P. David (MNHNP Nr. Is. 1996; Dollfus 1892 as *Armadillidium fissum*). – 1 ♂, 28 ♀♀, Israel, Lower Galil, W Yodefat, 300 m, leg. Schawaller, Schmalfuss & Warburg 9. II. 1987 (SMNS 11234, 11242). – 4 ♂♂, 2 ♀♀, Israel, Lower Galil, SE Haifa, Allonim, 200 m, leg. Schawaller, Schmalfuss & Warburg 7. II. 1987 (SMNS 11235). – 2 ♀♀, Israel, Lower Galil, 3 km W Segev, 200 m, leg. Schawaller, Schmalfuss & Warburg 9. II. 1987 (SMNS 11241). – 2 ♀♀, Israel, SE Haifa, Mount Karmel, monastery Muhraqa, 400 m, leg. Schawaller, Schmalfuss & Warburg 8. II. 1987 (SMNS 11236). – 1 ♀, Israel, Haifa, above Technion, 100 m, leg. Schawaller 8. II. 1987 (SMNS 11237). – 8 ♀♀, Israel, SE Mount Karmel, SW Elyaqim, 300 m, leg. Schawaller, Schmalfuss & Warburg 11. II. 1987 (SMNS 11238). – 5 ♀♀, Israel, Gilboa mountains, SE Nurit, 400 m, leg. Schawaller, Schmalfuss & Warburg 10. II. 1987 (SMNS 11240). –

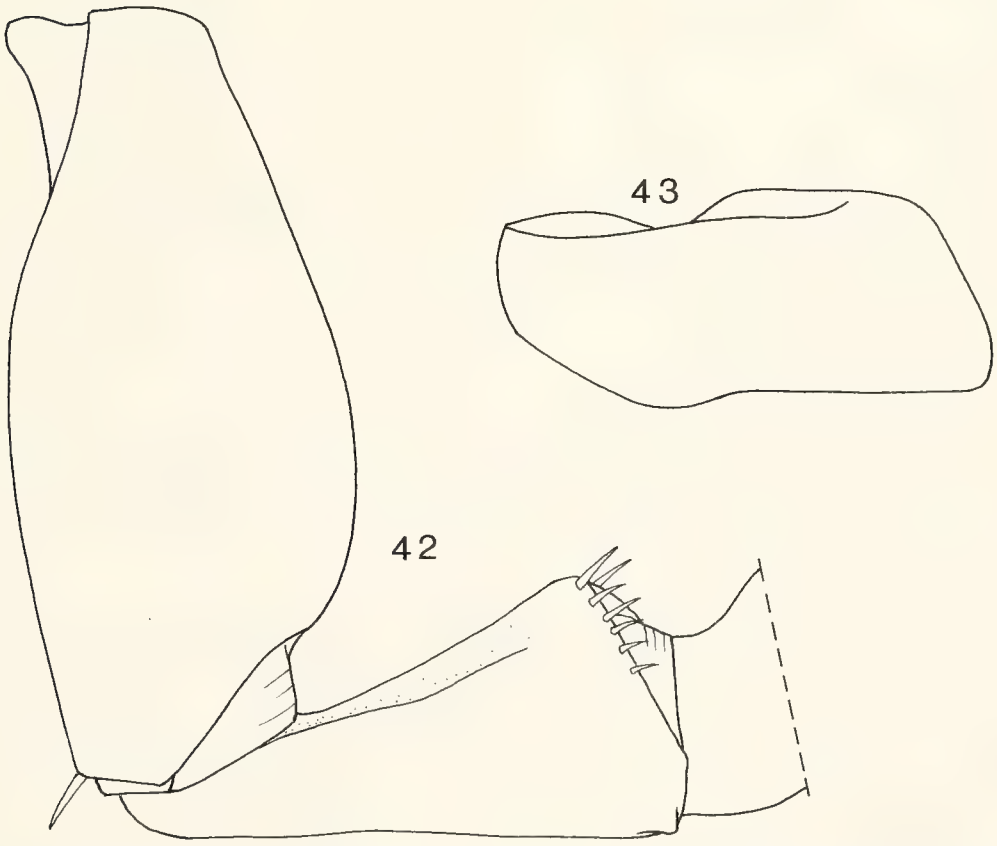
Distribution: Northern Israel in mediterranean macchia and phrygana vegetation. The types come from the shore of Lake Tiberias.

Dimensions: Maximum size 13.5×6.0 mm in ♀♀, 10.0×4.2 mm in ♂♂.

Diagnostic characters: Head very similar to the one of *S. fissum* (fig. 39), antennal lobes more oblique. Schisma with pointed inner lobe which surpasses the outer lobe twice as far as in *S. fissum* (fig. 40). Apex of telson more sharply pointed than in *S. fissum* (fig. 41). Ischium VII ♂ without ventral-proximal prolongation



Figs. 39–41. *Schizidium tiberianum*, ♂, 10 mm long; Israel, Allonim (SMNS 11235). – 39. Head in frontal view, – 40. Pereon-epimeron I in lateral view, – 41. Telson and uropods in situ.



Figs. 42–43. *Schizidium tiberianum*, same ♂ as before. – 42. Basipodite and ischium of pereopod VII in caudal view, – 43. Pleopod-exopodite I.

(fig. 42), but with a small tubercle in the corresponding position. Hind-lobe of pleopod-exopodite I ♂ completely missing as in *S. fissum* (fig. 43).

Remarks: The original description is based on ♀♀ only. The specific shape of the schisma, which has been illustrated by VERHOEFF, allows a safe identification also in ♀♀. This character and the morphology of the ischium VII ♂ prove *S. tiberianum* to be a separate species and not, as assumed by some authors, a synonym or a subspecies of *S. fissum* or *S. festai.* The closest known relative of *S. tiberianum* seems to be *S. fissum.*

2.8. *Schizidium davidi* (Dollfus, 1887)

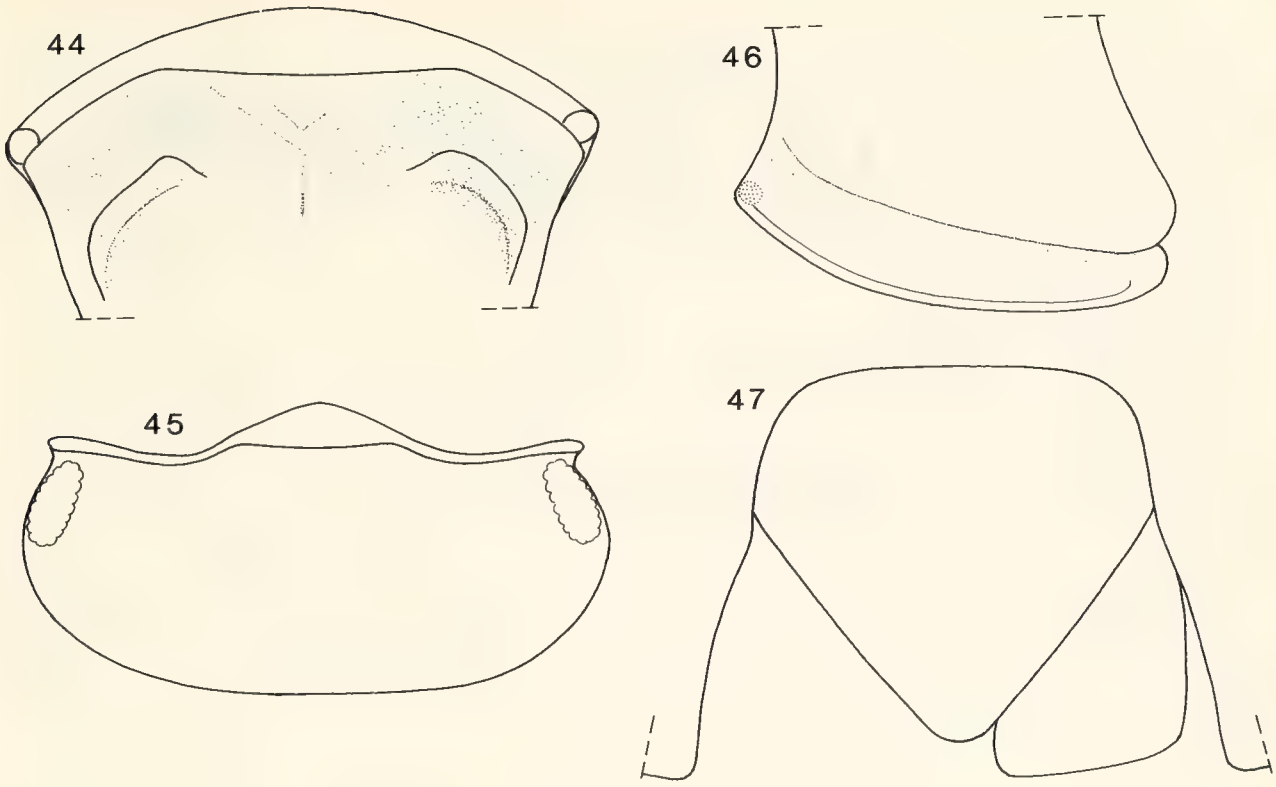
Armadillidium Davidi: DOLLFUS 1887: 4; 1892: 5.
? Armadillidium granum: DOLLFUS 1892: 5, figs. 3 A–3C.
Armadillidium Davidii: BUDDE-LUND 1896: 44.
Schizidium davidi: VERHOEFF 1923: 226; – ARCANGELI 1936: 6; 1948: 27.
? Schizidium granum: VERHOEFF 1923: 227; – ARCANGELI 1936: 6; 1948: 24.
Pareluma minuta: OMER-COOPER 1923: 98, plate II, 9 figs.; – ARCANGELI 1936: 28; 1948: 29; – AHMED 1974: 17, figs. 4 A–E.
Schizidium minutum: FRANKENBERGER 1939: 24.
Schizidium kalalae: FRANKENBERGER 1939: 24, figs. 1–3.
Armadillidium euphrati: VANDEL 1980: 113, figs. 9 H–L.
Eosphaerillo kosswigi (partim): VANDEL 1980: 116, figs. 10 D–F.

Material examined: 1 ♀ (holotype, 10×5 mm), „Syrie, Akbès", leg. R. P. DAVID (MNHNP Nr. Is. 1993, DOLLFUS 1887). A place „Akbès", which may be somewhere in Iraq of today, could not be localised. – 1 ♂ (7.0×3.2 mm), „Syrie, Akbès", leg. R. P. DAVID (MNHNP Nr. Is. 1992). – 1 ♂, „Central Mesopotamien, Tell Halaf, Chabus, Exp. Oppenheim, Dr. KOHL S. 14. 1. 13" (ZMB). The geographic data could not be localised, but should be somewhere in Iraq, as the following four records. – 7 ♂♂, 4 ♀♀, „Central Mesopotamien, Tell Halaf, Djisdjibufer, Exp. Oppenheim Dr. KOHL S. 14. III. 13" (ZMB, 3 specimens SMNS 11243). – 3 juv., „Central Mesopotamien, Tell Halaf Steppe, Exp. Oppenheim, Dr. KOHL, 13. III. 13" (ZMB). – 1 juv., „Central Mesopotamien, Tell Halaf Steppe, Exped. Baron M. D. Oppenheim G. Dr. KOHL S. 1913" (ZMB). – 1 ♀, 1 juv., „Central Mesopotamien, Tell Halaf Steppe, Exped. Baron M. D. Oppenheim G. Dr. KOHL S., 5. III. 1913 (ZMB). – 1 juv. (syntype of *Pareluma minuta*), Iraq, Amara, leg. W. E. EVANS 13. XI. 1918 (BML, OMER-COOPER 1923 as *Pareluma minuta*). – 2 ♂♂, 1 ♀ (syntypes of *Armadillidium euphrati*), N-Iraq, Al Haditah, leg. KOSSWIG 9.–10. IV. 1970 (MNHNP, VANDEL 1980 as *Armadillidium euphrati*). – Fragments and slide preparations of 4 ♀♀ and 1 ♂ (misidentified by VANDEL 1980 as *Eosphaerillo kosswigi*), without locality label, but certainly also from Iraq, Al Haditah, leg. KOSSWIG (MNHNP, VANDEL 1980 as *Eosphaerillo kosswigi,* which is a synonym of *Koweitoniscus tamei*).

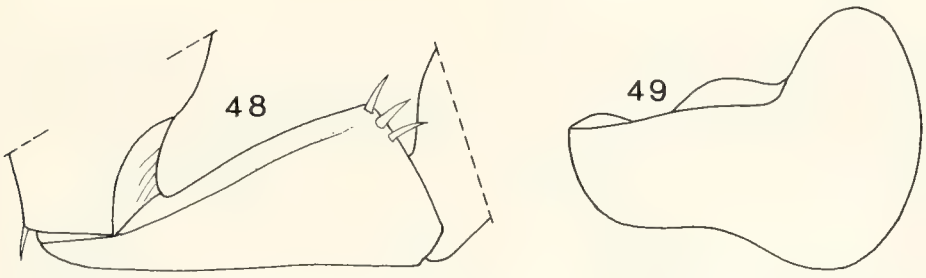
Distribution: Mesopotamia. All localisable records are from Iraq [Al Haditah: VANDEL (1980) as *Armadillidium euphrati;* Baghdad: FRANKENBERGER (1939) as *Schizidium kalalae;* Amara: OMER-COOPER (1923) as *Pareluma minuta;* Basrah: AHMED (1974) as *Pareluma minuta*].

Dimensions: ♀ up to 10×5 mm, ♂ 7.0×3.2 mm.

Diagnostic characters: The species is characterised by a faint ledge on pereon-epimeron I, running in continuation of the outer lobe of the schisma to the frontal margin of the epimeron (fig. 46). Along this ledge the surface of the epimeron forms an angle in cross-section. Inner lobe of schisma shorter than outer lobe. Head (fig. 44, 45) similar to that of *S. fissum,* but antennal lobes more oblique. Telson very short, triangular with straight sides and pointed apex (fig. 47). Pereopod VII ♂ without specializations (fig. 48), pleopod-exopodite I ♂ with well-developed rounded hind lobe (fig. 49).



Figs. 44–47. *Schizidium davidi*, holotype ♀. – 44. Head in frontal view, – 45. Head in dorsal view, – 46. Pereon-epimeron I, lateral view; – 47. Telson and uropod in situ.



Figs. 48–49. *Schizidium davidi*, ♂, 7.0×3.2 mm; from „Akbès" (MNHNP). – 48. Ischium VII in caudal view, – 49. Pleopod-exopodite I.

Remarks: The species was described four or five times successively. Five years after the original description which lacks illustrations, the same author described *„Armadillidium granum"* from the same locality. Probably *granum* is a synonym of *davidi,* the type specimen of *granum* could not be found. Omer-Cooper described 1923 *Pareluma minuta* from Amara in Iraq. An examination of a syntype revealed it to be a juvenile of *Schizidium davidi.* In 1939 Frankenberger described *Schizidium kalalae* from Baghdad, which is, according to the description and the drawings, identical with *S. davidi.* Finally Vandel described 1980 *Armadillidium euphrati* from western Iraq. Again the re-examination of the types showed this to be identical with *Schizidium davidi.* Additionally, Vandel described in the same paper an *Eosphaerillo kosswigi* which is identical with *Koweitoniscus tamei* (Omer-Copper, 1923), but obviously the slide preparations were made from a specimen of *Schizidium davidi,* so Vandel's figures 10 D–F pertain to *Armadillidium euphrati* = *Schizidium davidi* and not to *Eosphaerillo kosswigi* = *Koweitoniscus tamei.*

2.9. *Schizidium rausi* nov. spec.

Material examined: 11 ♂♂, 8 ♀♀ (holotype ♂, 9.0×3.5 mm, and 18 paratypes), eastern Turkey, Lake of Van, island of Akdamar in the southeast of the lake near Gevaş, 1700 m, leg. SCHMALFUSS 2. IV. 1986 (holotype: SMNS T219, paratypes: SMNS T220).

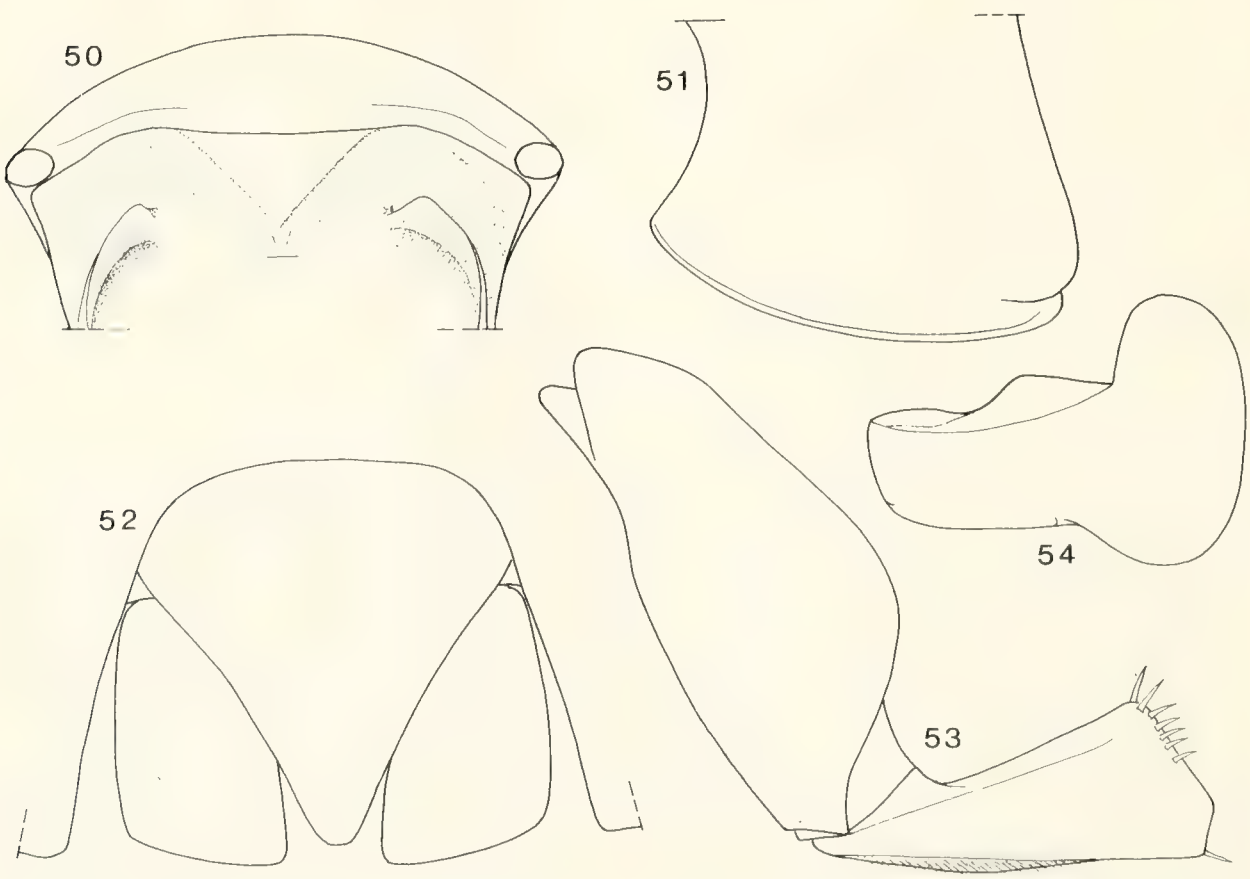
Derivatio nominis: The species is dedicated to the botanist Dr. THOMAS RAUS (Berlin), in whose experienced company the type series was collected.

Dimensions: Largest ♀ 11.0×4.7 mm, largest ♂ 9.0×3.5 mm, smallest ♀ with marsupium 9.0×3.8 mm.

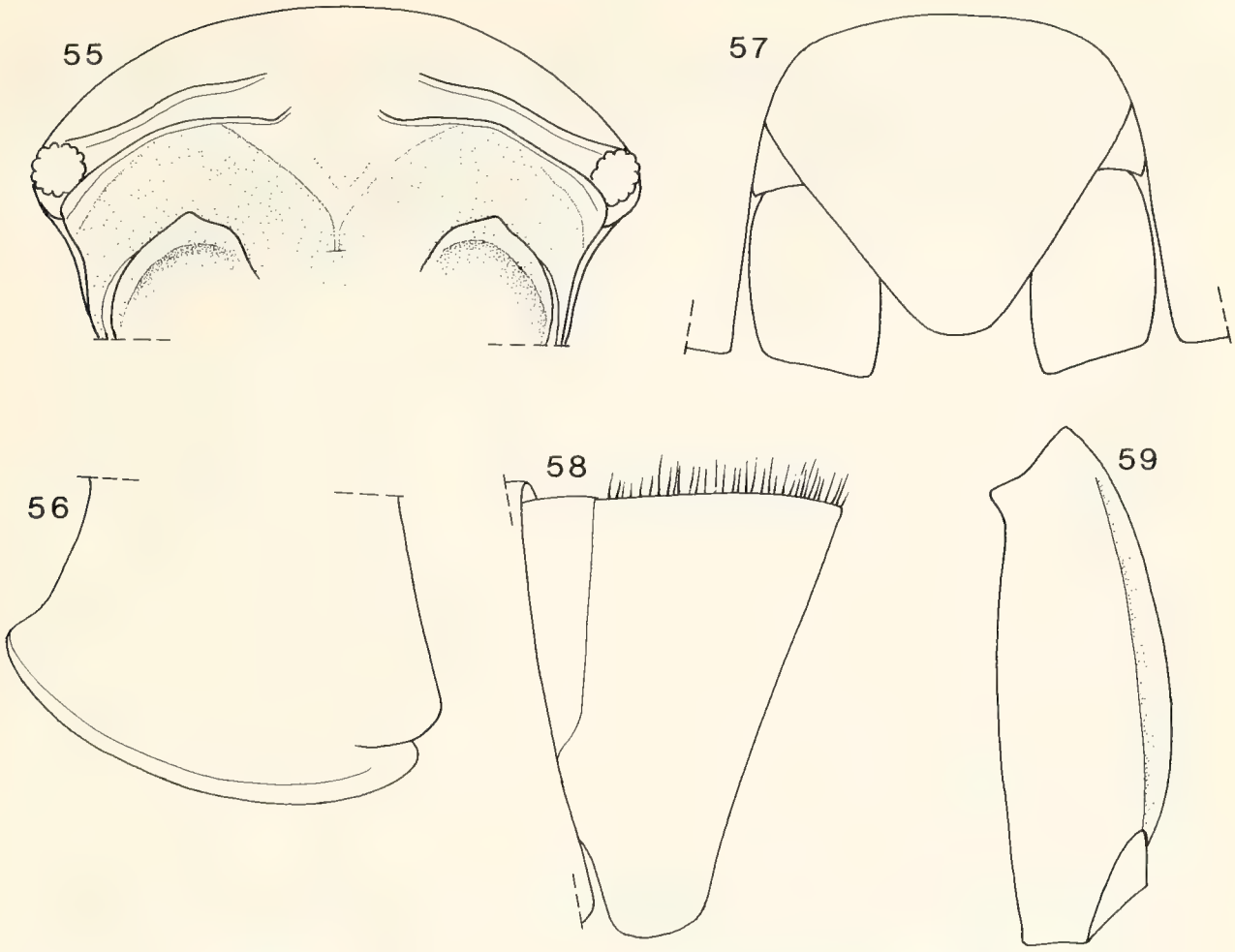
Diagnostic characters: Conspicuous coloration, light spots on tergites I, III, V and VI; pereon-epimera often, pleon-epimera III always yellowish as well as the uropods and in most specimens the telson. Head with continuous frontal ridge (fig. 50), behind this with a further interrupted ridge, which is not as pronounced as in *S. golovatchi.* Probably this second ridge is the rudimentary frontal line which is still present in all the species ascribed to the genus *Armadillidium.* Eyes with 17 ommatidia. Inner lobe of schisma shorter than outer lobe (fig. 51). Telson with narrowly rounded tip and slightly concave sides (fig. 52). Pleopod-exopodite I ♂ with rounded hind-lobe (fig. 54), similar to that in *S. davidi.* Ischium VII ♂ ventrally with a convex ridge (fig. 53).

2.10. *Schizidium golovatchi* nov. spec.

Material examined: 2 ♀♀ (holotype 7.5×3.0 mm, paratype 6.0×2.5 mm), USSR, Armenia, „Kafan distr., Shikahoh Res., village Shikahoh, 900–950 m, *Quercus-Fagus-Carpi-*



Figs. 50–54. *Schizidium rausi* nov. spec., holotype ♂, 9 mm long. – 50. Head in frontal view, – 51. Pereon-epimeron I in lateral view, – 52. Telson and uropods in situ, – 53. Basipodite and ischium of pereopod VII in caudal view, – 54. Pleopod-exopodite I.



Figs. 55–59. *Schizidium golovatchi* nov. spec., holotype ♀, 7.5 mm long. – 55. Head in frontal view, – 56. Pereon-epimeron I in lateral view, – 57. Telson and uropods in situ, – 58. Pereon-tergite II, lateral view, dorsally with setae in profile to show relative length of setation; – 59. Basipodite VII in frontal view.

nus-forest by spring, litter, logs & under stones", leg. Golovatch 28. IV. 1983 (holotype: ZMM, paratype: SMNS T218).

Derivatio nominis: The species is named after Dr. Sergei Golovatch (Moscow) who has collected in the past decade a copious material of terrestrial isopods in the Caucasus region.

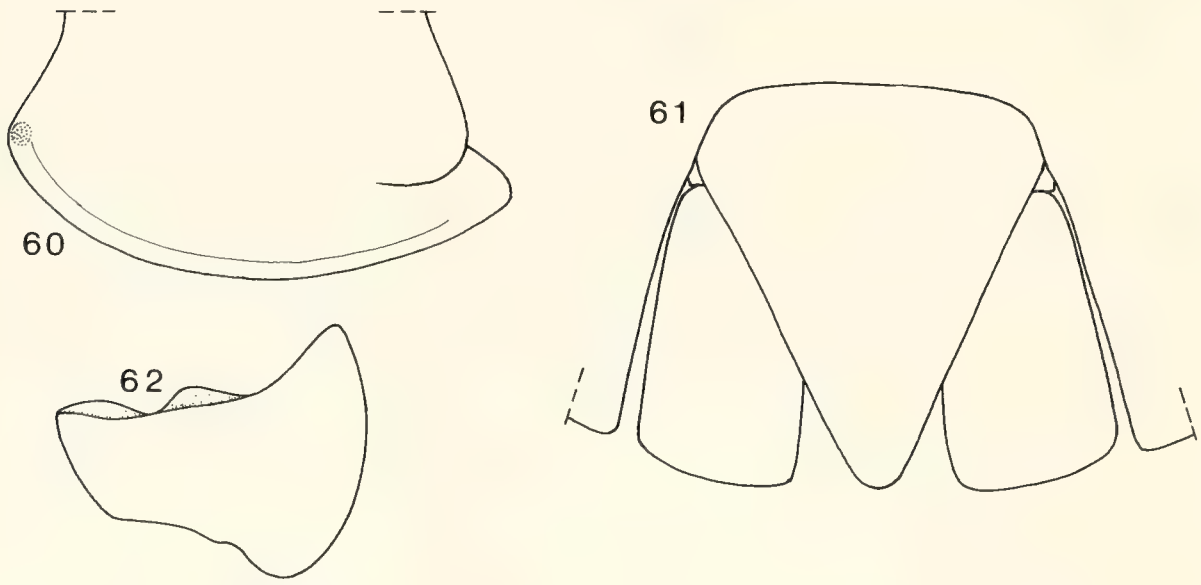
Diagnostic characters: Head with interrupted frontal ridge (fig. 55) as in *S. hybridum*. Behind the frontal ridge a further interrupted ridge which laterally starts from behind the eyes (comparable, if certainly convergent, to the situation in the south-american genus *Scleropactes*, family Scleropactidae). Schisma with inner lobe somewhat shorter than outer one (fig. 56). Telson with broadly rounded apex and straight sides (fig. 57). Tergites with long upright setation (fig. 58). Basipodite of pereopod VII narrow, without the broad lateral enlargement of the Near East species (fig. 59).

2.11. *Schizidium persicum* Schmalfuss, 1986

Schizidium persicum: Schmalfuss 1986: 386, figs. 27–32.

Distribution (see map. fig. 63): Northern Iran, Elburs mountains, 1000–1800 m, in deciduous forest.

Diagnostic characters: Inner lobe of schisma surpasses outer lobe (fig. 60). Telson longer than wide, with narrowly rounded apex and straight sides (fig. 61). Pleopod-exopodite I ♂ with pointed hind-lobe (fig. 62). Figures of additional characters in SCHMALFUSS (1986).



Figs. 60–62. *Schizidium persicum*, holotype ♂, 11 mm long; redrawn after SCHMALFUSS 1986. – 60. Pereon-epimeron I in lateral view, – 61. Telson and uropods in situ, – 62. Pleopod-exopodite I.

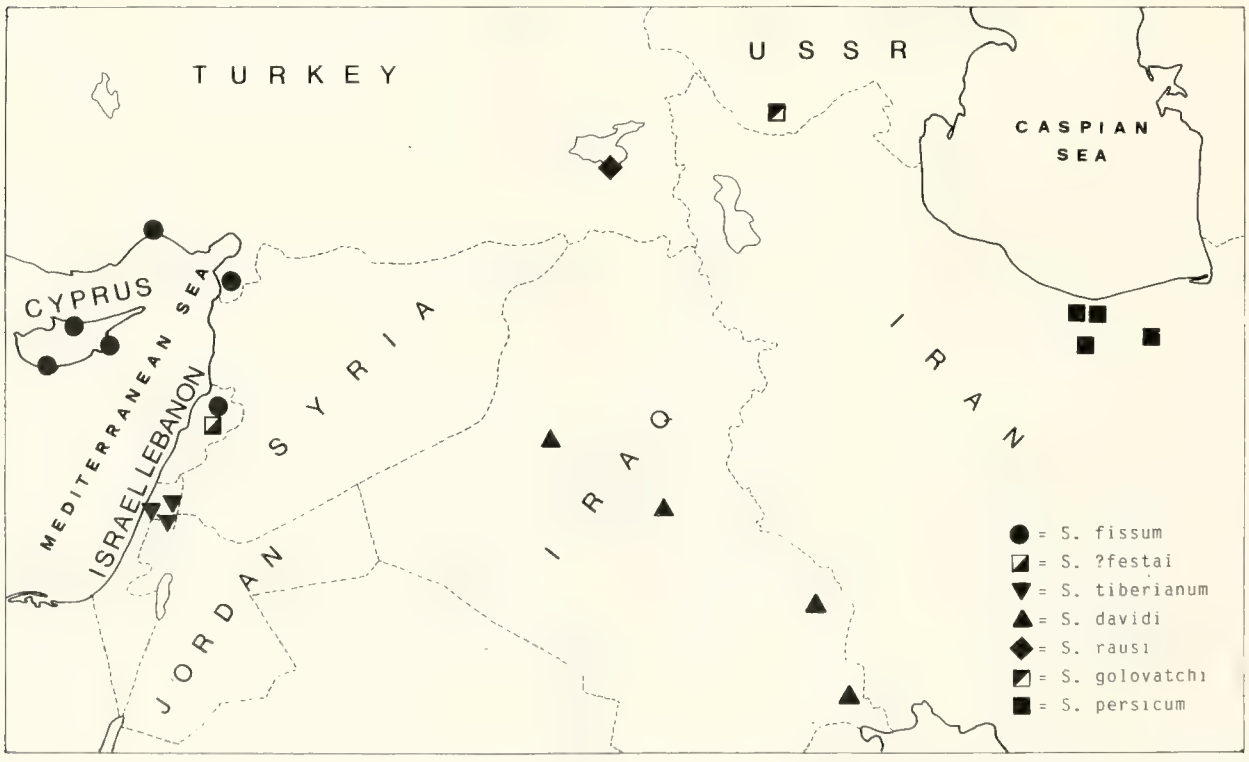


Fig. 63. Map with the records of *Schizidium fissum*, *S. ?festai*, *S. tiberianum*, *S. davidi*, *S. rausi* nov. spec., *S. golovatchi* nov. spec., and *S. persicum*.

3. Literature

AHMED, M. (1974): Studies on certain species of terrestrial Isopoda (Crustacea) from Basrah region, Iraq. – Bull. Basrah nat. Hist. Mus. **1**: 17–42; Basrah.

ARCANGELI, A. (1914): Escursioni zoologiche del Dr. ENRICO FESTA nell'Isola di Rodi. Isopodi. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino **28**: 1–22; Torino.

– (1929): Ricerche faunistiche nelle isole italiane dell'Egeo. Isopodi. – Arch. zool. ital. **13**: 259–268; Naples.

– (1934): Nuovi contributi alla conoscenza della fauna delle isole dell'Egeo. III. Isopodi terrestri. – Boll. Lab. Zool. gen. agr. **28**: 37–69; Portici.

– (1936): Isopodi terrestri dell'Isola di Cipro. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino **45**: 5–25; Torino.

– (1937): Nuovi contributi alla conoscenza della fauna delle isole italiane dell'Egeo. VIII. Isopodi terrestri (2a nota). – Boll. Lab. Zool. gen. agr. **30**: 75–86; Portici.

– (1948): Schizidiinae sottofamiglia di Armadillidiidae. – Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino **1**: 211–272; Torino.

BUDDE-LUND, G. (1885): Crustacea Isopoda Terrestria per familias et genera et species descripta. 319 pp.; Copenhagen.

– (1896): Land-Isopoden aus Griechenland, von E. v. OERTZEN gesammelt. – Arch. Naturgesch. **62**: 39–48; Berlin.

DOLLFUS, A. (1887): Diagnoses d'espèces nouvelles et catalogue des espèces francaises de la tribu des Armadilliens. – Bull. Soc. Études scient. Paris **9**: 89–95; Paris.

– (1892): Note sur les Isopodes terrestres et fluviatiles de Syrie recueillis principalement par M. le Dr. TH. BARROIS. – Rev. biol. Nord France **4**: 1–15 + plates III + IV; Lille.

– (1894): Viaggio del Dr. E. FESTA in Palestina, nel Libano e regioni vicine. X. Crustacés Isopodes terrestres et d'eau douces. – Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino **9**: no. 177, 3 pp.; Torino.

– (1905): Liste des isopodes terrestres recueillis par M. le Dr. CECCONI dans l'île de Chypre. – Feuille jeunes Nat. (4e série) **35**: 163, 172–177; Paris.

FRANKENBERGER, Z. (1939): O nekterych Isopodech z Mesopotamie. Sur quelques Isopodes de la Mesopotamie. – Sb. ent. Odd. nar. Mus. Praze **17**: 23–31; Prague.

OMER-COOPER, J. (1923): The terrestrial isopoda of Mesopotamia and the surrounding districts. – Journ. Bombay nat. Hist. Soc. **29**: 93–106; Bombay.

PRETZMANN, G. (1974): Isopoden aus Israel (det. STROUHAL). – Annln naturhist. Mus. Wien **78**: 445–452; Vienna.

SCHMALFUSS, H. (1972 a): Die Isopoden von Kreta. – Biol. gallo-hell. **4**: 33–60; Athens.

– (1972 b): Die Isopoden der Inseln Rhodos und Karpathos (Südostägäis). – Zool. Jahrb. Syst. **99**: 561–609; Jena.

– (1975): Neues Isopoden-Material aus Griechenland. – Sitz. ber. österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, **184**: 27–66; Vienna.

– (1979): Revidierte Check-list der Landisopoden (Oniscoidea) Griechenlands. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A), Nr. 331: 42 pp.; Stuttgart.

– (1986): Landasseln aus Nord-Iran. – Senckenbergiana biol. **66**: 377–397; Frankfurt/Main.

SCHMALFUSS, H. & W. SCHAWALLER (1984): Die Fauna der Ägäis-Insel Santorin. Teil 5: Arachnida und Crustacea. – Stuttgarter Beitr. Naturk. (Serie A), Nr. 371: 16 pp.; Stuttgart.

SCHMÖLZER, K. (1965): Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Lieferung 4 & 5, Ordnung Isopoda (Landasseln), 468 pp.; Berlin.

STROUHAL, H. (1928): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna Griechenlands und der Inseln des Ägäischen Meeres. III. Land-Isopoden aus Griechenland und den Inseln des Ägäischen Meeres. – Sitz ber. österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, **137**: 795–797; Vienna.

– (1929): Die Landisopoden des Balkans. 3. Beitrag: Südbalkan. – Z. wiss. Zool. **133**: 57–120; Leipzig.

– (1936): Die von Prof. Dr. FRANZ WERNER in Griechenland und auf den ägäischen Inseln gesammelten Landisopoden. – Sitz. ber. österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. 1, **145**: 195–200; Vienna.
– (1937 a): Landisopoden der Dodekanes. – Zool. Anz. **119**: 1–11; Leipzig.
– (1937 b): Isopodi terrestri Aegaei. – Acta Inst. Mus. Zool. Univ. athen. **1**: 198–262; Athens.
– (1968): Die Landisopoden der Insel Cypern. – Annln naturhist. Mus. Wien **72**: 299–387; Vienna.
STROUHAL, H. & G. PRETZMANN (1975): Israelische Isopoden. – Annln naturhist. Mus. Wien **79**: 623–663; Vienna.
VANDEL, A. (1955): Mission HENRI COIFFAIT au Liban (1951). 8. Isopodes terrestres. – Archs. Zool. exp. gén. **91**: 455–531; Paris.
– (1958): Isopodes récoltés dans les grottes de la Crète par le Docteur K. LINDBERG. – Notes biospéol. **12**: 81–101; Paris.
– (1965): La faune isopodique de l'île de Chypre. – Bull. Mus. natn. Hist. nat. (2e série) **36**: 818–830; Paris.
– (1980): Les isopodes terrestres (Oniscoidea) recueillis en Turquie orientale et en Irak occidental par le Professeur CURT KOSSWIG. – Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse **116**: 83–119; Toulouse.
VERHOEFF, K. (1901): Über paläarktische Isopoden (3. Aufsatz). – Zool. Anz. **24**: 33–41; Leipzig.
– (1923): Zur Kenntnis der Landasseln Palästinas. – Arch. Naturgesch. (Abt. A) **89**: 206–231; Berlin.
VERHOEFF, K. & H. STROUHAL (1967): Isopoda terrestria der Türkei, 4. Aufsatz, und über Anpassungen an die Volvation bei den Kuglerfamilien Armadillidiidae, Eubelidae und Armadillidae. – Zool. Jahrb. Syst. **93**: 465–506; Jena.
WARBURG, M., RANKEVICH, D. & K. CHASANMUS (1978): Isopod species diversity and community structure in mesic and xeric habitats of the Mediterranean region. – J. arid Environm. **1**: 157–163; London.
WARBURG, M., LINSENMAIR, K.-E. & K. BERCOVITZ (1984): The effect of climate on the distribution and abundance of Isopods. – Symp. zool. Soc. London **53**: 339–367; London.

Author's address:

Dr. HELMUT SCHMALFUSS, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D–7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 424	106 S.	Stuttgart, 15. 12. 1988

Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin

Anatomy of the Body Stem of *Alligator mississippiensis* Daudin

Von Eberhard Frey, Tübingen

Mit 62 Abbildungen

Summary

The anatomy of the body stem (neck, trunk, sacrum, and tail) of *Alligator mississippiensis* Daudin 1802 is described. The position of the dorsal armor in relation to the skeleton of the axis, the epaxial musculature as well as the musculature of the body wall and the ribs is re-investigated together with the anatomy of the epaxial muscle systems, the hypaxial in the tail, and some shoulder muscles inserting at the skin. The intervertebral ligaments, the position of adipose deposits, and pads of connective tissue are included in the examinations.

The following anatomical characters are typical for the body stem and its connection to the shoulder girdle of *Alligator mississippiensis:*

- The neurocentral suture remains unfused until late ontogeny in all cervical, dorsal, sacral and tail basis vertebrae.
- All cervical and the anterior three thoracic (= prethoracic) vertebrae have a processus ventralis.
- The processus spinosi of the dorsal, sacral and tail basis vertebrae are of equal height.
- The processus transversi are broad and flattened; they are oriented nearly vertically, and the three posterior ones lack ribs (lumbal vertebrae).
- The three cranial cervical vertebrae are linked together with the first two very long cervical ribs and the normally formed third one and thus form a nearly immobile functional unit.
- The ribs of C III–VIII form joints together (articulationes intercostales).
- The cervical ribs and the first prothoracic rib are linked to the vertebrae with their heads dorsally and ventrally of the sutura neurocentralis.
- The articulations of the thoracic ribs III–XII are situated exclusively on the processus transversi.
- The ribs of the sacrum as well as those of the tail basis are located over the sutura neurocentralis syndesmotically on arcus and corpus.
- The dorsal shield consists of osteoderms, which are arranged in transverse and longitudinal rows; they are keeled and caudally reach to Ca I.

- The four median osteoderms form a functional unit in the trunk and the tail basis; the totality of these osteoderms is defined as paravertebral shield. The skin enveloping the osteoderms of the paravertebral shield is also part of the functional unit.
- The longitudinal rows of osteoderms laterally to the paravertebral shield are called accessorial rows.
- Between each other the osteoderms of the paravertebral shield form articulationes planae, which are shifted caudally over the length of half a segment against the intervertebral joints.
- Caudally to Th III the transverse osteoderm rows are fixed tightly to the apices of the processus spinosi and cover the intervertebral joints.
- With the exception of those of the cranial part of the cervical vertebral column, the intervertebral ligaments are developed relatively weakly; disci intervertebrales are present.
- The transverse ridge below the joint gap between two transverse rows of the osteoderms of the paravertebral shield serves as an attachment area for the epaxial muscles and is called ligamentum cingulatum.
- The deep cervical muscles are poorly segmented and fuse to a partitioned mass in the transition to the thorax; most muscle fibers run longitudinally and do not insert at the cervical vertebral column.
- All epaxial muscle systems of the trunk and the tail basis originate as tendons from the paravertebral shield.
- The three medial subsystems of the m. (musculus) transversospinalis (m. multifidus, m. spinalis, and m. articulospinalis) consist of red muscle fibers and simply constructed serial tendons; the tendons of the m. articulospinalis and the m. spinalis form long spirals in the trunk.
- The two lateral muscle systems are segmented by complex myosepta and are characterized by white muscle fibers.
- Each epaxial muscle system changes morphologically in a typical way as it runs caudally; m. multifidus and m. spinalis end at Ca XIII.
- The hypaxial musculature of the tail basis is attached to the skin and thus forms a skin-muscle-hose wrapping the m. caudofemoralis longus.
- The axial muscle systems are separated from the vertebral column by big deposits of adipose tissue until they reach the posterior part of the double crest.
- In the posterior part of the tail the myosepta of all axial muscle systems are of similar form and extension.
- The ribs link with the lateral margin of the paravertebral shield with the extremely strong myosepta of the m. iliocostalis.
- The totality of the musculature of the body wall is suspended from the paravertebral shield with the fascia lumbodorsalis.
- The shoulder muscles m. dorsohumeralis and m. dorsoscapularis insert at the margin of the paravertebral shield and at the skin in the shoulder cavity.
- The m. serratus-complex is divided into single muscle teeth.

Zusammenfassung

Der Bau des Körperstammes (Hals, Rumpf, Sacrum und Schwanz) von *Alligator mississippiensis* Daudin 1802 wird beschrieben. Die Lagebeziehung des dorsalen Osteodermenpanzers zum Achsenskelett und zur epaxialen Muskulatur sowie zur Muskulatur der Rumpfwand und der Rippen wird ebenso neu bearbeitet wie der Bau der epaxialen Muskelsysteme, der hypaxialen des Schwanzes und einiger Schultermuskeln mit Hautkontakt. Auch die intervertebralen Ligamente, die Lage von Fettkörpern und Bindegewebsfüllungen gehen in die Untersuchung mit ein.

Folgende anatomische Merkmale charakterisieren den Körperstamm und dessen Verbindung zum Schultergürtel bei *Alligator mississippiensis:*

- Bei allen Hals-, Rumpf-, Kreuzbein- und den basalen Schwanzwirbeln bleibt die neurocentrale Sutur bis ins hohe Alter erhalten.
- Alle Halswirbel und die ersten drei Thoracalwirbel (= Prothoracalwirbel) tragen einen Processus ventralis.

- Die Processus spinosi in Rumpf, Sacrum und Schwanzbasis sind gleich hoch.
- Die Processus transversi sind breit und flach; sie stehen annähernd vertikal, und die drei posterioren sind rippenlos (Lumbalwirbel).
- Die drei cranialen Halswirbel sind durch die sehr langen ersten beiden Halsrippen und die normal gestaltete dritte zu einer fast unbeweglichen funktionellen Einheit zusammengefaßt.
- Die Rippen der C III–VIII bilden untereinander Gelenke aus (Articulationes intercostales).
- Die Halsrippen und die erste Prothoracalrippe überspannen mit ihren Köpfen die Sutura neurocentralis.
- Die Articulationen der Thoracalrippen III–XII befinden sich ausschließlich auf den Processus transversi.
- Die Sacral- und basalen Caudalrippen sitzen syndesmotisch über der Sutura neurocentralis auf Arcus und Corpus.
- Das Dorsalschild besteht aus Osteodermen, die in Querreihen (= Wirtel) und Längsreihen angeordnet sind; sie tragen Kiele und reichen bis Ca I.
- Im Rumpf und im Bereich der Schwanzwurzel bilden die vier medianen Schuppen jedes Wirtels eine funktionelle Einheit; die Gesamtheit dieser Schuppen wird als Paravertebralschild (Carapax paravertebralis) bezeichnet. Die Haut, welche die Paravertebralschild-Osteoderme umhüllt, ist ebenfalls Bestandteil des Paravertebralschilds.
- Die Osteodermen-Längsreihen lateral dieses Paravertebralschilds werden als akzessorische Längsreihen bezeichnet.
- Die Wirtel des Dorsalschildes bilden untereinander Articulationes planae aus, die gegen die Wirbelgelenke um ein halbes Segment nach caudal versetzt sind.
- Die Osteodermenwirtel sitzen ab Th III fest auf den Apices der Processus spinosi und überdecken die intervertebralen Gelenke.
- Die intervertebralen Ligamente sind mit Ausnahme derjenigen der cranialen Halswirbelsäule relativ schwach ausgebildet; Disci intervertebrales sind vorhanden.
- Die bindegewebige Querleiste unter dem Gelenkspalt zwischen zwei Wirteln des Paravertebralschildes dient als Muskelanheftstelle und wird als Ligamentum cingulatum (= Gürtelligament) bezeichnet.
- Die tiefen Halsmuskeln sind kaum segmentiert und verschmelzen im Übergangsbereich zum Thorax zu einer gegliederten Masse; die meisten Muskelfasern sind längs orientiert und inserieren nicht an der Halswirbelsäule.
- Alle epaxialen Muskelsysteme des Rückens und der Schwanzbasis entspringen sehnig am Paravertebralschild.
- Die drei medialen Subsysteme des M. (Musculus) transversospinalis (M. multifidus, M. spinalis und M. articulospinalis) sind aus roten Muskelfasern und einfach gebauten, serialen Sehnen zusammengesetzt; die Sehnen des M. articulospinalis und des M. spinalis bilden im Rumpf langgezogene Spiralen.
- Die beiden lateralen Systeme sind durch kompliziert gebaute Myosepten gegliedert und durch weiße Muskelfasern charakterisiert.
- Alle epaxialen Muskelsysteme unterliegen in ihrem Verlauf nach caudal typischen morphologischen Veränderungen; der M. multifidus und der M. spinalis enden bei Ca XIII.
- Die hypaxiale Muskulatur der Schwanzwurzel ist an der Haut befestigt und bildet mit dieser einen Hautmuskelschlauch um den M. caudofemoralis longus.
- Bis zum posterioren Teil des Paarkammes sind die epaxialen Muskelsysteme zum Teil durch große Fettlager von der Wirbelsäule getrennt.
- Im posterioren Teil des Schwanzes haben die Myosepten aller axialen Muskelsysteme eine ähnliche Form und Ausdehnung.
- Die Rippen sind über die extrem starken Myosepten des M. iliocostalis am lateralen Rand des Paravertebralschildes aufgehängt.
- Die gesamte Rumpfwandmuskulatur ist über die Fascia lumbodorsalis am Paravertebralschild aufgehängt.
- Die Schultermuskeln M. dorsohumeralis und M. dorsoscapularis inserieren am Rand des Paravertebralschildes bzw. an der Nacken- und Achselhöhlenhaut.
- Der M. serratus-Komplex ist in einzelne Zacken geteilt.

Inhalt

1. Einleitung 6
2. Material, Methoden, Abkürzungen und Danksagung 8
2.1. Material für anatomische Untersuchungen 8
2.2. Methoden 9
2.2.1. Fixierungsmethode 9
2.2.2. Präparationsmethode 9
2.3. Abkürzungen 9
2.4. Danksagung 14
3. Anatomie des Achsenskeletts 14
3.1. Halswirbelsäule und Halsrippen 14
3.2. Wirbelsäule und Rippen von Thorax und Lende 18
3.3. Sternum und Gastralia 21
3.4. Wirbelsäule und Rippen der Beckenregion 22
3.5. Schwanzwirbelsäule, Schwanzrippen und Hämalbögen 23
4. Ligamente des Achsenskeletts 25
4.1. Intervertebrale Ligamente 25
4.2. Rippen- und Hämalbogen-Ligamente 28
5. Skelett der Dermis und seine Ligamente 30
5.1. Makroskopischer Bau der Haut 30
5.2. Feinbau der Dorsalhaut und der Osteoderme 34
6. Muskelanatomie des Körperstammes 35
6.1. Halsmuskulatur 35
6.1.1. Musculus transversospinalis capitis 35
6.1.2. Musculus transversospinalis cervicis (Pars I) 38
6.1.3. Musculus transversospinalis cervicis (Partes II und III) 40
6.1.4. Musculus longus capitis superficialis 44
6.1.5. Musculus longus capitis profundus 46
6.1.6. Musculus iliocostalis cervicis 47
6.1.7. Musculus longus colli 49
6.2. Die Halsfascien 50
6.3. Das Fettgewebe des Halses 52
6.4. Distale Kopfbewegungsmuskulatur 52
6.4.1. Musculus colloscapularis superficialis 52
6.4.2. Musculus capiti-sternalis 54
6.5. Schultermuskeln mit Insertionen an der Haut 55
6.5.1. Musculus sphincter colli 55
6.5.2. Musculus dorsoscapularis 56
6.5.3. Musculus dorsohumeralis 56
6.6. Muskuläre Scapula-Aufhängung 56
6.6.1. Musculus rhomboideus 56
6.6.2. Musculus serratus-Komplex 57
6.7. Epaxiale Muskulatur von Rumpf und Schwanz 59
6.7.1. Musculus transversospinalis-System 59
6.7.2. Musculus longissimus-System 77
6.7.3. Musculus iliocostalis dorsi 81
6.8. Muskulatur der Rumpfwand 83
6.8.1. Musculus obliquus abdominis externus und Musculus intercostalis externus proprius 83
6.8.2. Musculus obliquus abdominis internus und Musculus intercostalis internus 85
6.8.3. Musculus transversus abdominis 88
6.8.4. Musculus rectus abdominis 88
6.9. Hypaxiale Schwanzmuskulatur 89
6.9.1. Musculus transversus caudae 89
6.9.2. Musculus ilioischiocaudalis-System 89
6.9.3. Insertion des M. ilioischiocaudalis 98

6.10. Distale Schwanzmuskulatur 98
6.11. Fettlager in Rumpf und Schwanz 100
6.11.1. Subdermale Fettlinsen 100
6.11.2. Fettdepots im Schwanz 100
7. Ausblick und Diskussion 101
8. Literatur 102

1. Einleitung

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, eine möglichst umfassende und detaillierte Vorstellung von der Morphologie des Halses, Rumpfes und Schwanzes der Krokodile am Beispiel von *Alligator mississippiensis* Daudin 1802 zu vermitteln. Dies bildet eine der Grundlagen für die Funktionsanalyse, die in einer späteren Arbeit durchgeführt wird (FREY im Druck). Auf die Funktion der Extremitäten kann im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Ontogenie und Histologie des Körperstammes wurden im Rahmen dieser Arbeit ebenfalls nicht berücksichtigt.

Folgende Elemente des Körpers von *Alligator mississippiensis* werden beschrieben: Das Achsenskelett mit seinen Anhängen, die Haut mit ihren Osteodermen, die epaxialen und hypaxialen Sehnen- und Muskelsysteme, aber auch Bindegewebselemente und Fettlager. Besonderer Wert wurde auf die Beschreibung der Verknüpfung von Elementen untereinander gelegt. Nicht berücksichtigt wurde der Bau der Extremitäten. Die sternohyale Muskulatur, die kurzen Occipital-Muskeln und die kurzen Muskeln des Schultergürtels wurden ebenfalls vernachlässigt.

Das Achsenskelett der Krokodile war in der Vergangenheit häufig Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. Ich möchte hier nur die wichtigsten herausgreifen. Die älteste Abbildung eines vollständigen Krokodil-Skeletts findet sich bei GREW (1675), die älteste, noch sehr unvollständige Beschreibung bei VESLING (1664). Umfassendere Darstellungen der Osteologie rezenter Krokodile veröffentlichten CUVIER (1808), BLAINVILLLE (1839-1864: *Crocodylus biporcatus = porosus*), STANNIUS (1856), BRÜHL (1862: *Crocodylus vulgaris = niloticus*), OWEN (1866), RATHKE (1866), HUXLEY (1873) und GADOW (1896, 1901), um nur einige zu nennen. Mit den ausgezeichneten osteologischen Arbeiten von MOOK (1921) und KÄLIN (1955) erreichte die Kenntnis vom Bau des Krokodil-Skeletts den heutigen Stand.

Der Atlas-Axis-Komplex und die Halswirbelsäule der Krokodile nimmt unter den Amniota eine derartige Sonderstellung ein, daß viel darüber gearbeitet wurde. Die wichtigsten Beschreibungen finden sich bei RATHKE (1866), BAUR (1886), BOULENGER (1896), WIEDERSHEIM (1909), VIRCHOW (1914), BOSCHMA (1920-1922), MÜLLER (1924), SEEMANN (1926), WETTSTEIN (1937-1954), DEVILLERS (1954), GUIBE (1970) sowie HOFFSTETTER & GASC (1969), wobei sich BAUR 1886, BOULENGER (1896) und MÜLLER (1924) ausschließlich mit dem Atlas-Axis-Komplex der Krokodile auseinandersetzten. Alle anderen Autoren beziehen die gesamte Wirbelsäule in ihre Untersuchungen ein. Strittig blieb lange Zeit die Zahl der Halswirbel. VIRCHOW (1914), GUIBE (1970) und SEEMAN (1926) gehen in Analogie zur Halswirbelsäule der Mammalia von sieben Halswirbeln aus, andere Autoren von acht, wobei das Vorhandensein eines cranialen Fortsatzes an den Rippen der Halswirbel das entscheidende Kriterium ist. Ich schließe mich der Auffassung von HOFFSTETTER & GASC (1969) an, die die Halswirbelzahl mit neun angeben und damit all diejenigen Wirbel zusammenfassen, deren Costae nicht mit dem anterioren Teil des Sternum in Kontakt treten.

Speziell über den Bau der Rippen und deren Aufhängung an der Wirbelsäule arbeiteten CLAUS (1876), BEHRENS (1880; er beschreibt den Bau der Processus uncinati), HOFFMANN (1877-1878; er hebt besonders den Bau der Sacral- und Caudalrippen hervor), IHLE et al. (1927), GADOW (1933), EMELIANOV (1936-1937) und DEVILLERS (1954). Zur Morphologie der Gastralia äußerten sich VOELTZKOW & DÖDERLEIN (1902). Sie lieferten eine sehr detaillierte Beschreibung, die bis heute Gültigkeit hat. Die Hämapophysen beschrieb BOULENGER (1893) ausführlich. RATHKE (1853), HUXLEY (1873), KÄLIN (1929) und DEVILLERS (1954) lieferten genaue Beschreibungen des Sternalapparates, und über die Osteologie der Gürtel arbeiteten RATHKE (1853, 1866), HUXLEY (1873), FÜRBRINGER (1876, 1900) und VIALLETON (1915).

Die Morphologie des Krokodil-Skeletts war also bereits um die Jahrhundertwende so gut bekannt, daß die angeführten Autoren in jedem umfangreichen mo-

dernen Werk zur vergleichenden Anatomie zitiert werden. Trotzdem halte ich es im Rahmen der ganzheitlichen Methode für notwendig, die für die Funktionsanalyse des Tragsystems wichtigen makroskopischen Strukturen des Krokodil-Skelettes am Beispiel von *Alligator mississippiensis* möglichst genau darzustellen und zusammenzufassen. In der Bezeichnung von anatomischen Details halte ich mich an den Nomenklaturvorschlag von BAUMEL et al. (1979: Nomina anatomica avium). Ich mache damit aber keine Aussagen über die Homologie der bezeichneten Strukturen bei Vögeln und Krokodilen.

Während die Fülle der Quellen über die Hartteilanatomie der Krokodile nahezu unübersehbar ist, habe ich außer STANNIUS' (1856) Hinweis, am Atlas der Krokodile sei ein Ligamentum transversum vorhanden, keine Angaben über Ligamente im Krokodilrumpf gefunden. Da aber die Ligamente im Tragsystem der Tiere eine gewichtige Rolle spielen - auch wenn GRAY (1944) für die Mammalia das Gegenteil behauptet - werden die Ligamente des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* im Kapitel 4. beschrieben. In der Nomenklatur orientiere ich mich weitgehend an BAUMEL et al. (1979). Wo dies nicht möglich ist, benenne ich die Ligamente des Rumpfstammes nach Ursprung und Ansatz.

Etwas mehr Angaben fand ich über die Haut der Krokodile. Die ältesten Arbeiten zu diesem Thema tauchen um die Mitte des letzten Jahrhunderts auf: Es war RATHKE (1866), der sich als erster mit der Embryologie und dem Bau der Haut von *Crocodilus vulgaris* (= *Crocodylus niloticus*) beschäftigte. Die Histologie der Krokodilhaut wurde von LEYDIG (1873), KERBERT (1877), LWOFF (1884), MATSCHIE (1897), VOELTZKOW (1902), KRAUSS (1906), STUDNIÇKA (1909) und SCHMIDT (1914) eingehend bearbeitet, wobei die Arbeiten von RATHKE (1866) und SCHMIDT (1914) die ausführlichsten und genauesten sind. Elektronenoptische und neuere histologische Studien fehlen bislang.

Für andere Autoren stand die äußere Morphologie der Krokodilhaut und die Anordnung der Osteoderme im Vordergrund. Es handelt sich meist um taxonomische Arbeiten (JÄGER 1863, HUXLEY 1860, SIEBENROCK 1926, BOAS 1931, PEYER 1931, WETTSTEIN 1937-1954, WERMUTH 1952, BRAZIATIS 1973/1974, ROSS & MAYER 1983) oder um Arbeiten zur Erkennung von Krokodilhäuten (FUCHS 1974).

Ich beschränke mich im Kapitel 5. auf die makroskopische Bearbeitung der dorsalen Hautpartien. Bezüglich der Histologie stütze ich mich vorläufig auf die Angaben von SCHMIDT (1914). Detaillierte histologische Untersuchungen sind geplant, würden aber den Rahmen dieser Arbeit sprengen.

Der Motor des Körperstammes ist die Muskulatur. Die höchst komplexe Morphologie insbesondere der epaxialen Muskulatur von Hals, Rumpf und Schwanz war wohl der Grund für die bislang unzureichende Beschreibung dieser Muskelgruppe bei den Krokodilen. In Tübingen entstand 1826 die älteste mir bekannte umfassende Beschreibung der Krokodil-Muskulatur (BUTTMANN 1826), doch schon ein Jahr früher erwähnte HENTZ (1825) den hohen Anteil an weißer Muskulatur im Krokodilrumpf. Fast gleichzeitig veröffentlichte MECKEL (1828) in seinem System der vergleichenden Anatomie recht genaue Angaben zur Muskelanatomie der Krokodile. Die epaxialen Systeme sind jedoch ebenso ungenau beschrieben wie in CUVIER's Léçons d'anatomie comparée (1835). Einige Jahre später fand HAIR (1868) heraus, daß der Abstand der Inscriptiones der Rückenmuskulatur mit dem Abstand der Schuppenwirtel übereinstimmt, und daß die Sehnen der epaxialen Muskulatur an den Schuppen - die HAIR als 'horny plates' bezeichnete - inserieren. Auch die alternierende Richtung der einzelnen Muskelsysteme erwähnt HAIR (1868) explizit. Seine anatomische Beschreibung der Hals-, Rumpf- und Schwanzmuskulatur ist jedoch wenig detailliert und äußerst verwirrend. Demgegenüber wurden die Muskeln der Bauchwand besser bearbeitet (BUTTMANN 1826, CUVIER 1835, GORSKI 1852, PFEIFFER 1854, STANNIUS 1856, RATHKE 1866, HAUGHTON 1866, 1868, HAIR 1868, SCHNEIDER 1879). FÜRBRINGER (1876) und GADOW (1882) gelang eine ausgezeichnete und

umfassende Beschreibung der Rumpf- und Bauchwandmuskulatur, doch bleiben die Ausführungen der Autoren den Bau der epaxialen Muskeln betreffend an der Oberfläche. MAURER (1896, 1899) greift die Ergebnisse GADOW's auf und vervollständigt sie kritisch. Neue Erkenntnisse über die Rückenmuskulatur bleiben aus, doch sind die Angaben MAURER's zur Rumpfwandmuskulatur so exakt, daß sie bis heute unangefochten gelten. HOFFMANN (1890) bezieht sich weitgehend auf FÜRBRINGER (1876) und NISHI (1937) auf MAURER (1899). Beide Autoren bestätigen die Ergebnisse von MAURER und FÜRBRINGER, schlagen jedoch geringfügige Änderungen in der Nomenklatur der Rumpfwandmuskulatur vor.

Für die epaxiale Muskulatur wurde ein literarischer Bezugspunkt erst von VALLOIS (1920, 1922) geschaffen. Leider ist auch seine sehr ausführliche Beschreibung der einzelnen Muskelsysteme noch zu ungenau, um deren Funktion bei der terrestrischen Lokomotion verstehen zu können. Auf der Grundlage von VALLOIS' Arbeiten wurde die epaxiale Muskulatur des Rumpfes von GASC (1981) überarbeitet, die der Lende, des Beckens und des Schwanzes von mir (FREY 1982), doch zeigten sich auch hier Schwierigkeiten im Erkennen komplexer räumlicher Strukturen, was besonders an der Kleinheit der sezierten Tiere lag. Aus diesem Grunde wurde in der vorliegenden Arbeit die gesamte epaxiale Muskulatur nochmals an einem großen Krokodil (*Alligator mississippiensis*) überarbeitet.

In diese Überarbeitung wurde auch die Halsmuskulatur mit einbezogen. Sie ist in der Vergangenheit nur sehr oberflächlich bearbeitet worden. So beschrieben TIEDEMANN et al. (1817), EDGEWORTH (1935) und LUBOSCH (1938) nur Teile der Cervicalmuskulatur. BUTTMANN (1826), MECKEL (1828), CUVIER (1835), STANNIUS (1856), HAIR (1868), RÜDINGER (1868), RATHKE (1866), FÜRBRINGER (1876), HOFFMANN (1890) und VALLOIS (1922) gehen explizit auf die Halsmuskulatur ein, doch deckt sich nur ein Teil ihrer Befunde mit den meinen.

Die hypaxiale Muskulatur des Schwanzes wurde mit einer Ausnahme (FREY 1982) bisher nur pauschal beschrieben (GADOW 1882, 1882a, HAINES 1935, NISHI 1937, STARCK 1982). Die Erkenntnisse, die durch das Sezieren eines großen Tieres gewonnen wurden, weichen jedoch so stark von den an Jungtieren gewonnenen Ergebnissen ab, daß ich hier nochmals ausführlich auf diese Muskelgruppe zu sprechen komme.

Über die stellenweise sehr feste Verbindung zwischen Haut und Muskulatur machen nur HAIR (1868), GADOW (1882), SEIDEL (1979) und FREY (1982) Angaben, die jedoch nicht zum Verständnis des Funktionsgefüges Haut/Muskulatur unter den Bedingungen der terrestrischen Lokomotion beitragen. Die Fascia lumbodorsalis als Ursprungsareal für die äußere Rumpfwandmuskulatur wird von FÜRBRINGER (1876), GEGENBAUR (1898) und MAURER (1896, 1899) nur erwähnt.

Der letzte Abschnitt des muskelanatomischen Teiles (Kapitel 3.11.) handelt von der Verteilung des Fettgewebes im Körperstamm. Bisher haben sich nur VORSTMANN (1939) und SCHNEIDER (1942) mit diesem Thema auseinandergesetzt, allerdings nicht unter funktionsmorphologischem Aspekt.

Da die Muskulatur und ihre Interaktion mit Haut und Achsenskelett ein wesentlicher Bestandteil der Funktionsanalyse sein wird (FREY im Druck), nimmt ihre Beschreibung den größten Teil der Arbeit ein (Kapitel 6.).

2. Material, Methoden, Abkürzungen und Danksagung

2.1. Material für anatomische Untersuchungen

Von den folgenden Krokodilarten standen nur jeweils Lende und Schwanz zur anatomischen Untersuchung zur Verfügung; Länge und Fixierung sind ebenfalls angegeben:

Keilkopfglattstirnkaiman (*Paleosuchus trigonatus* Schneider 1801); Privatbesitz, Länge 84,5cm, vorfixiert in BOUIN'scher Fixierung, aufbewahrt in 70 % Isopropanol.

Brillenkaiman (*Caiman crocodilus* L. 1798); Privatbesitz, Länge 102,5cm, 70% Isopropanol.

Stumpfkrokodil (*Osteolaemus tetraspis* Cope 1861); American Museum Natural History (AMNH) 24740, Länge 112cm, 50% Isopropanol.

Spitzkrokodil (*Crocodylus acutus* Cuvier 1807); AMNH 126609, Länge 140cm, 50% Isopropanol.

Sundagavial (*Tomistoma schlegeli* Müller 1838); McDOWELL, Privatbesitz, Länge 65cm, 50% Isopropanol.

Gangesgavial (*Gavialis gangeticus* Gmelin 1789); AMNH 81802, Länge 142cm, 50% Isopropanol.

2.2. Methoden

Die gesamte Muskulatur des Rumpfstammes wurde seziert an *Alligator mississippiensis* Daudin 1802 (Zoologische Schausammlung Tübingen (ZST) SZ 4246, Länge 217cm Fixierung nach TUTSCH 1975).

Die Beschaffung von weiteren Krokodilleichen zu Rumpfstammpräparationen war im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, weil darauf Wert gelegt wurde, keine abgetöteten Wildfänge dieser bedrohten Tiere zu bearbeiten. Die sezierten Krokodile sind durchweg Zootiere.

2.2.1. Fixierungsmethode

Alligator mississippiensis wurde über die Arteria femoralis mit Fixierflüssigkeit nach TUTSCH 1975 injiziert. Die Fixierung bewährte sich außerordentlich gut, doch traten nach längerer Lagerung an der Luft Schimmelpilze im distalen Schwanzviertel, die die Muskulatur trotz wiederholter Formalin-Injektionen zerstörten. Da die Arteria femoralis hohe Injektionsdrücke nicht zuläßt, empfehle ich die zusätzliche Injektion der distalen Schwanzbereiche mit Fixierflüssigkeit.

Alle anderen Tiere waren für diese Fixierungsmethode zu klein, sie wurden intramuskulär und intraperitoneal injiziert.

2.2.2. Präparationsmethode

Zur Darstellung der epaxialen Muskelsysteme bediente ich mich der Zupfmethode. Mit einer Nervenpinzette wurden die Muskelfasern zwischen den Myosepta und den serialen Sehnen herausgezupft, um den räumlichen Bau der Systeme zeigen zu können. Die anderen Muskeln wurden in der klassischen Weise dargestellt.

2.3. Abkürzungen

Die Abkürzungen in alphabethischer Anordnung und ihre Bedeutung:

A

acc	akzessorisches (= laterales) Dorsalosteoderm
Apon ins	Aponeurosis insertionis (ansetzende Flächensehne)
Apon orig	Aponeurosis originis (entspringende Flächensehne)
Arc at	Arcus atlantis (Neuralbogen des Atlas)
Arc haem	Arcus haemalis (Haemalbogen)
Ar lig elast	Area ligamenti elastici
Arc neur	Arcus neuralis (Neuralbogen)
Art interc	Articulatio intercostalis (Zwischenrippengelenk)
Art interost	Articulatio interosteodermalis (Zwischenschuppengelenk)
Art cth	Articulatio costae thoracalis (Gelenk einer Thoracalrippe zum Wirbel)
At	Atlas
Ax	Axis

B

Bgl	Bindegewebsleiste
Bocc	Os basioccipitale
Bsph	Os basisphenoideum

C

C	Vertebra cervicalis (Halswirbel), Halssegment
Ca	Vertebra caudalis (Schwanzwirbel), Schwanzsegment
Cap	Capitulum (ventraler Rippenkopf)
Caps art	Capsula articularis (Gelenkkapsel)
Cart apic	Cartilago apicalis (apikale Knorpelkappe eines Dornfortsatzes)
Cart st	Cartilago sternalis (Brustbeinknorpel)
Cc	Costa cervicalis (Halsrippe)
Cca	Costa caudalis (Schwanzrippe)
Clo	Cloace (Afteröffnung)
Co	Corium (Unterhautbindegewebe)
Colfas	Collagenfaser
Coll	Kissen aus collagenem Gewebe
Conc lat	Concavitas lateralis (laterale Einziehung eines Wirbels)
Cond	Condylus occipitalis (Hinterhaupt-Gelenkkopf)
Cond vert	Condylus vertebralis (Wirbelkörper-Gelenkkopf, Wirbelhauptgelenk)
Cond vert cran	Condylus vertebralis cranialis (vorderer Wirbelkörper-Gelenkkopf des ersten Schwanzwirbels)
Cond vert post	Condylus vertebralis posterior (hinterer Wirbelkörper-Gelenkkopf des ersten Schwanzwirbels)
Cor	Os coracoideum
Corp	Corpus costalis (Rippenkörper)
Corp at	Corpus atlantis (Wirbelkörper des Atlas)
Corp vert	Corpus vertebralis (Wirbelkörper)
Cproth	Costa prothoracalis (Prothoracalrippe)
Cs	Costa sacralis (Sacralrippe)
Cut	Cutis
Cth	Costa thoracalis (Brustrippe)
Cw	Caudalwirtel (Segment der Schwanzhaut)
Cws	Halswirbelsäule

D

Dens	Dens axialis (Zahn des Axis)
Derm	Dermis (Haut)
Diap	Diapophyse
Disc int	Discus intervertebralis (Bandscheibe)
Dks	Doppelkamm-Schuppe

E

Exocc	Os exoccipitale

F

Fac art	Facies articularis (Gelenkfläche)
Fac art ax	Facies articularis axialis (Gelenkfläche des Atlas zum Axis)
Fac art c	Facies articularis costalis (Gelenkfläche für einen Rippenkopf)
Fac art c caud	Facies articularis costalis caudalis (hinteres Rippengelenk eines Querfortsatzes)
Fac art c cran	Facies articularis costalis cranialis (vorderes Rippengelenk eines Querfortsatzes)
Fac art haem	Facies articularis arcus haemalis (Haemalbogen-Gelenkfläche eines Schwanzwirbels)
Fasc c	Fascia cervicis (Halsfascie)
Fasc cafem long	Fascia m. caudofemoralis longus (Fascie des M. caudofemoralis longus)

Fasc c ext	Fascia cervicis externa (äußere Halsfascie)
Fasc c int	Fascia cervicis interna (innere Halsfascie)
Fasc lumbdors	Fascia lumbodorsalis (Lenden-Rücken-fascie)
Fasc pubisfem int	Fascia musculi puboischiofemoralis internus (Fascie des M. puboischiofemoralis internus)
Fd	Fettdepot
Fd intram	intramuskuläres Fettlager
Fd intsept	intraseptales Fettlager
Fd latarc	lateroarcuales Fettlager
Fd latspin	laterospinales Fettlager
Fd pericafem	pericaudofemorales Fettlager
Fd supraspin	supraspinales Fettlager
For interm	Foramen intermuscularis (Öffnung in den epaxialen Grenzsepten)
For m	Foramen magnum (Hinterhauptsloch)
For vert	Foramen vertebralis (Rückenmarkskanal)
Fos cond	Fossa condyloidea (Gelenkgrube)
Fov cost	Ansatzfläche einer Rippe auf einem Wirbel

G

Gast	Gastrale (Bauchrippe)
Gastost	Gastral-Osteoderm (Verknöcherung der Bauchhaut)
Grsept	Grenzseptum zwischen den epaxialen Muskeln

H

Haltef	Haltefasern (Befestigungsfasern der Osteoderme)

I

Icl	Os interclavicula
Il	Os ilium
Inc captub	Incissura capitulotubercularis (Einschnitt zwischen der Köpfen der Hals- und Prothoracalrippen)
Inc vert caud	Incissura vertebralis caudalis (hintere Neuralbogenbucht)
Inc vert cran	Incissura vertebralis cranialis (vordere Neuralbogenbucht)
Inscr	Inscriptio tendinei (Sehneninskription auf der Oberfläche eines Muskels)

L

Lam proc spin	Lamina processus spinosi (lamellenartige, knöcherne Verbreiterung an einigen Dornfortsätzen)
latcost	laterocostales Rippensegment
Lig	Ligament(um)
Lig arcat	Ligamentum arcuoatlantis
Lig arccorp	Ligamentum arcuocorporale
Lig arcdent	Ligamentum arcuodentale
Lig arttub	Ligamentum articulotuberculare
Lig at	Ligamentum atlantocostale
Lig atdent	Ligamentum atlantodentale
Lig cing	Ligamentum cingulatum (Gürtelligament)
Lig disccap	Ligamentum discocapitulare
Lig elast	Ligamentum elasticum interlaminare
Lig intart	Ligamentum interarticulare
Lig interc	Ligamentum intercostale
Lig inthaem	Ligamentum interhaemale
Lig intost	Ligamentum interosteodermale (Zwischenwirtel-Ligament)
Lig ocpat	Ligamentum occipitoatlante
Lig patarc ant lat	Ligamentum proatlantoarcuale anterior laterale
Lig patarc post	Ligamentum proatlantoarcuale posterior
Lig sspin	Ligamentum supraspinosum
Lig trans	Ligamentum transversum
Lig trhaem caud	Ligamentum transversohaemalis caudalis
Lig trhaem cran	Ligamentum transversohaemalis cranialis

M

M.	Musculus
M anc hum lat	M. anconaeus humeralis lateralis
M anc scap lat	M. anconaeus scapularis lateralis
M artspin	M. articulospinalis
M cafem long	M. caudofemoralis longus
M capst	M. capiti-sternalis
M capst ant	M. capiti-sternalis (Pars anterior)
M capst post	M. capiti-sternalis (Pars posterior)
M colscap superf	M. colloscapularis superficialis
M delt scap inf	M. deltoides scapularis inferior
M depr mand	M. depressor mandibulae
M dorshum	M. dorsohumeralis
M dorsscap	M. dorsoscapularis
M dscap	M. dorsalis scapulae
M epax	epaxiale Muskelmasse
M ilcost c	M. iliocostalis cervicis
M ilcost d	M. iliocostalis dorsi
M ilcost l	M. iliocostalis lumbalis
M ilisca il	M. ilioischiocaudalis (Caput iliacum)
M intcost ext	M. intercostalis externus
M long	M. longissimus
M long ca	M. longissmus caudae
M long ca A	M. longissimus caudae (Pars A)
M long d	M. longissimus dorsi
M long cap prof	M. longus capitis profundus
M long cap superf	M. longus capitis superficialis
M long coll	M. longus colli
M multif	M. multifidus
M obl ext	M. obliquus abdominis externus
M obl ext prof	M. obliquus abdominis externus profundus
M obl ext superf	M. obliquus abdominis externus superficialis
M obl int	M. obliquus abdominis internus
M pect	M. pectoralis
M pter	M. pterygoideus
M pubisfem int	M. puboischiofemoralis internus
M rect	M. rectus abdominis
M rhomb	M. rhomboideus
M rhomb ant	M. rhomboideus (Caput anterior)
M rhomb post	M. rhomboideus (Caput posterior)
Ms	Myoseptum
M ser	M. serratus
M ser prof	M. serratus (Pars profunda)
Ms ilcost	Myoseptum des M. iliocostalis
Ms long d	Myoseptum des M. longissimus dorsi
Ms tendart	Myoseptum des M. tendinoarticularis
M sph coll	M. sphincter colli
M sph ani	M. sphincter ani
M spin	M. spinalis
M tendart	M. tendinoarticularis
M ter maj	M. teres major
M trans	M. transversus abdominis
M transsp cap	M. transversospinalis capitis
M transsp cerv	M.transversospinalis cervicis

O

Occip	Occiput (Hinterhaupt)
Ost	Osteoderm (Hautknochen)

P

Parap	Parapophyse
Paraost	Osteoderm aus dem Paravertebralschild

Pat	Proatlas
PC	praecaudaler Schuppenwirtel
pc	Pars centralis
pd	Pars dorsalis
pl	Pars lateralis
pm	Pars medialis
Proc art	Processus articularis (Gelenkfortsatz des Neuralbogens)
Proc art ca	Processus articularis caudalis (hinterer Gelenkfortsatz des Neuralbogens)
Proc art cran	Processus articularis cranialis (vorderer Gelenkfortsatz des Neuralbogens)
Proc cran	Processus cranialis costae (vorderer Rippenfortsatz)
Proc spin	Processus spinosus (Dornfortsatz)
Proc trans	Processus transversus (Querfortsatz)
Proc unc	Processus uncinatus (Hakenfortsatz der Thoracalrippen)
Proc vent	Processus ventralis (unterer Dornfortsatz der Hals- und Prothoracalwirbel)
Proc vent ax	Processus ventralis des Axis
Pter	Os pterygoideum
pv	Pars ventralis
	Q
Q	Os quadratum
Qjug	Os quadratojugale
	S
S	Vertebra sacralis (Beckenwirbel)
Scap	Scapula
Sept interspin	Septum interspinosum
Sept inthaem	Septum interhaemale
Sept trans	Septum transversum
Socc	Os supraoccipitale
Squ	Os squamosum
Sscap	Suprascapula
stcost	sternocostales Rippensegment
Strat malp	Stratum malphigi (der Haut)
Subep	Subepidermis
Sut neur	Sutura neurocentralis (Naht zwischen dem Neuralbogen und dem Wirbelkörper)
Sut ser	Sutura serrata (gezackte Knochennaht)
Synchond tubcost	Synchondrosis tuberocostalis
	T
Tend ins	Tendo insertionis (Anheftungssehne)
Tend orig	Tendo originis (Ursprungssehne)
Th	Vertebra thoracalis (Brustwirbel, Thoracalsegment)
Tub	Tuberculum (oberer Rippenkopf)
	U
Ubg	Unterhaut-Bindegewebe
Upks	Unpaarkamm-Schuppe
	V
V	Myoseptumteil des M. ilioischiocaudalis
Verbfas	Verbindungfasern des interosteodermalen Gelenks
vertcost	vertebrocostales Rippensegment
	X
Xiphst	Xiphisternum

2.4. Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde mit der finanziellen Unterstützung des SFB 53 (Palökologie) und des SFB 230 (Natürliche Konstruktionen) durchgeführt. Für die Betreuung danke ich Prof. F. WESTPHAL (Tübingen), Prof. D. AMMERMANN (Tübingen) und Prof. W.-E. REIF (Tübingen).

Für die Überlassung von Präparationsmaterial sowie für die freundliche und tatkräftige Hilfe bei der Bearbeitung von Untersuchungsmaterial bedanke ich mich bei den Damen und Herren H. KOPP (Tübingen), S. McDOWELL (New York), G. MICKOLEIT (Tübingen), C. MYERS (New York), R. PICKFORD (Bath), F. WESTPHAL (Tübingen), und R. WILD (Stuttgart). W. WETZEL danke ich für die Reproduktion der Zeichnungen und H. BAUSCHERT für die graphische Beratung.

3. Anatomie des Achsenskeletts

3.1. Halswirbelsäule und Halsrippen (Abb. 1-5)

Proatlas und Atlas zusammen als ein Segment gerechnet, setzt sich die Halswirbelsäule aus neun Halswirbeln (Vertebrae cervicales) zusammen. Bei allen Halswirbeln - mit Ausnahme des Proatlas - bleibt die neurozentrale Naht (Sutura neurocentralis) zwischen Neuralbogen (Arcus neuralis) und Wirbelkörper (Corpus vertebralis) in Form einer Sutura serrata erhalten (Abb. 1). Die konkave Gelenkpfanne für den Condylus occipitalis (Fossa condyloidea) wird vom Corpus atlantis, den beiden dorsal nicht miteinander verwachsenen Arcus atlantes und der cranialen Fläche des Dens gebildet (Abb. 2A, C; 3). Die Lücke zwischen dem dorsalen Rand des Foramen magnum und dem Neuralbogen des Atlas wird durch den dachförmigen Proatlas abgedeckt, der über Ligamente an den Processus articulares craniales des Atlas befestigt ist.

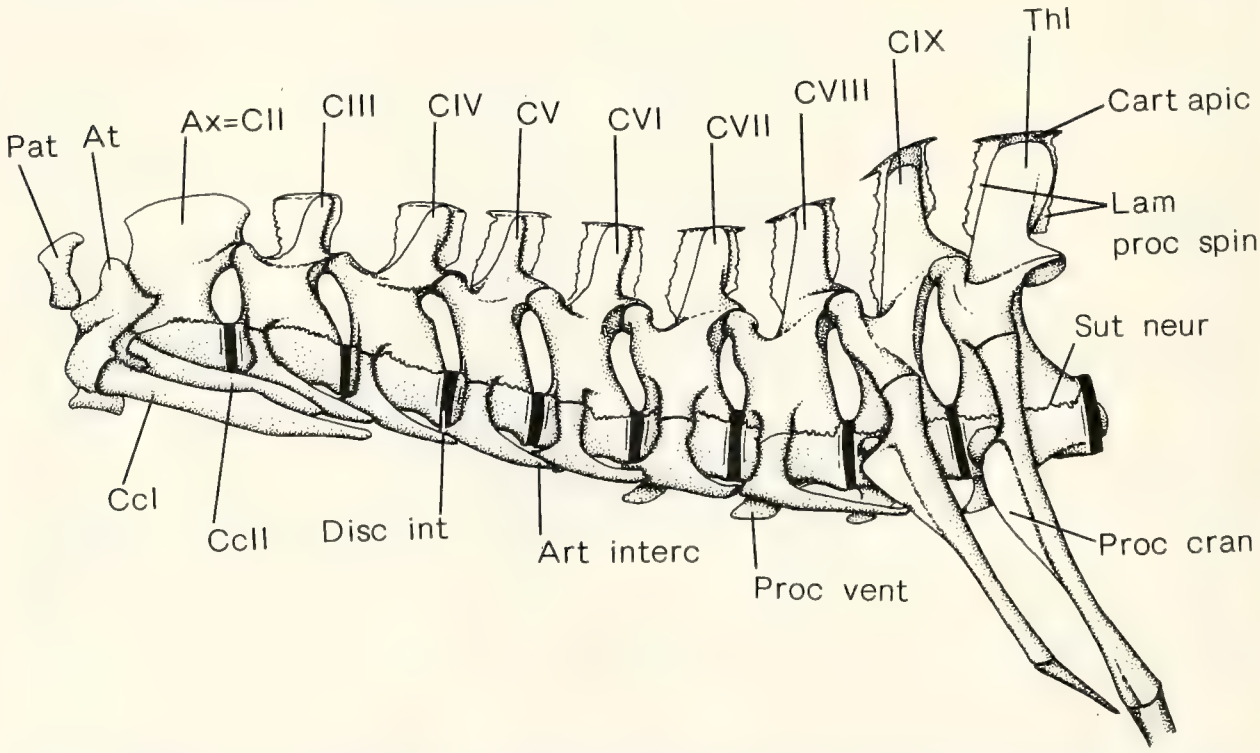


Abb. 1. *Alligator mississippiensis*; Halswirbelsäule von links gesehen; man beachte die bei allen Halswirbeln deutlich erkennbare Sutura neurocentralis; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Das flache, rechteckige Corpus atlantis trägt an seinem caudalen Rande die dicht beieinanderliegenden Foveae costales für das erste Halsrippenpaar (Costae cervicales). Diese Halsrippen sind schwertförmig und im Gegensatz zu den nachfolgenden einköpfig (Abb. 1, 3A, 5A, B). Sie liegen den ebenfalls schwertförmigen Rippen des Axis dicht auf und erreichen die caudalen Enden der Rippen des dritten Halswirbels.

Das Centrum des Atlas ist dem des Axis angelagert und bildet den Dens. Die Verbindung zwischen Dens und Corpus axis ist syndesmotisch (Abb. 3A, B). Die anteroventrale Fläche des Dens bildet mit der Medialfläche des Corpus atlantis ein Sattelgelenk. Die craniale Fläche des Dens ist konkav und bildet den caudalen Abschluß der Fossa condyloidea. Der dorsale Fortsatz des Dens kommt dabei in eine dorsale Incisur des Condylus occipitalis zu liegen. Auf den dorsolateralen Dens-Flächen befinden sich die Facies articulares zu je einer Hälfte des Arcus neuralis atlantis. Die anteroventralen Ecken des Arcus neuralis axis beteiligen sich an der Gelenkbildung (Abb. 3A, B). Am posterolateralen Rande des Dens artikulieren die beiden zweiköpfigen zweiten Halsrippen, die etwa um ein Drittel kürzer sind als die ersten (Abb. 5C, D).

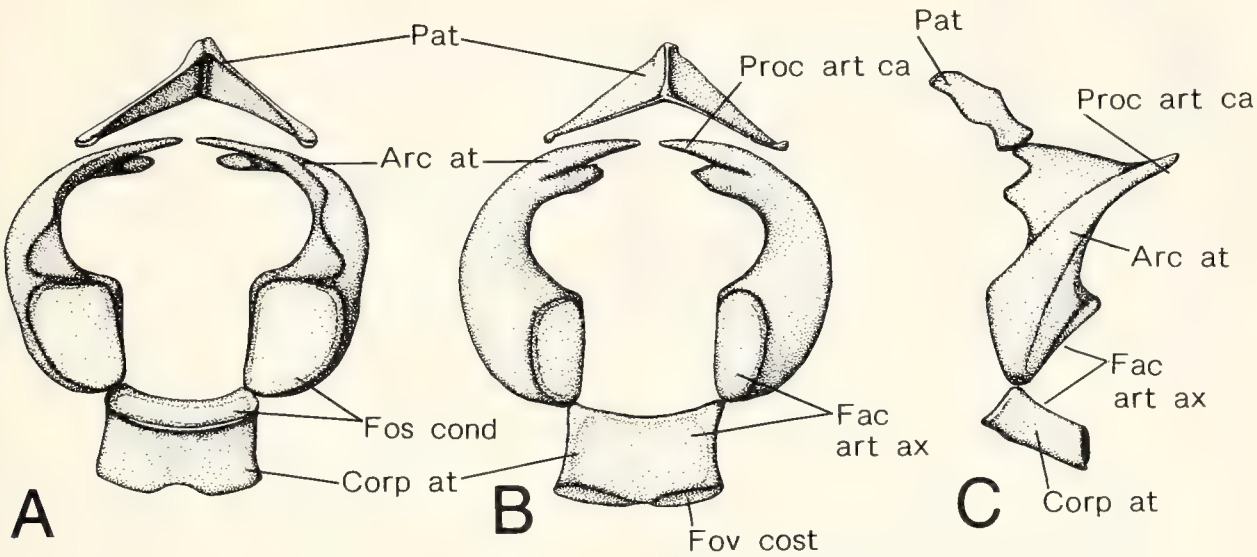


Abb. 2. *Alligator mississippiensis*; Atlas-Proatlas-Komplex von cranial (A), von caudal (B), und von links (C). Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Das Corpus des Axis ist im Querschnitt dreieckig. Der ventrale Kiel läuft cranial in einen kurzen, gedrungenen Processus ventralis aus, der zwischen die Tubercula des zweiten Halsrippenpaares vorragt. Der Dornfortsatz (Processus spinosus) ist von lateral gesehen sehr lang und beilförmig. Die Processus articulares craniales (Präzygapophysen) sind klein und wenig prominent. Ihre plane Gelenkfläche (Facies articularis) steht im Winkel von ca. 20^0 zur Sagittalebene. Im Gegensatz dazu ragen die Processus articulares caudales (Postzygapophysen) weit aus der Oberfläche des Arcus neuralis heraus; ihre Gelenkflächen sind 20^0 gegen die Sagittalebene geneigt (Abb. 3B).

Die Incisura vertebralis caudalis des Axis ist tiefer ausgerandet als die Incisura vertebralis cranialis. Das Foramen vertebrale ist hochoval, um der Medulla oblongata Raum zu bieten (Abb. 3A, B).

Die Gelenkung des Axis zum dritten Halswirbel erfolgt über den großen halbkugeligen Condylus vertebralis (Wirbelhauptgelenk) auf der Facies articularis caudalis des Corpus. Zusammen mit dem Discus intervertebralis paßt er in die Fossa condyloidea der Facies articularis cranialis des C III.

Der dritte Halswirbel zeigt die gleiche Gestalt wie die folgenden (Abb. 1, 4A, B). Sein Corpus ist im Querschnitt fünfeckig. Cranial läuft der schwache ventrale Kiel in einen nach cranial gebogenen Processus ventralis aus. Die beiden lateralen Leisten münden in die nach ventrolateral weisenden Foveae costales. Die Querfortsätze (Processus transversi oder Diapophysen) befinden sich unmittelbar dorsal der Sutura neurocentralis. Ihre Facies articulares sind etwa halb so groß wie die der Parapophysen und deutlich nach ventrolateral orientiert.

Der Arcus neuralis erscheint von lateral gesehen schlank und hoch im Vergleich zum Corpus. Die Processus articulares sind prominent, ihre Gelenkflächen stehen im Winkel von 60^0 zur Sagittalebene. Das Foramen vertebrale zeigt einen kreisrunden Querschnitt. Der schlanke Processus spinosus erhebt sich auf der caudalen Hälfte des Arcus neuralis-Daches. Er ist nach caudal geneigt, und an seinem cranialen und caudalen Rande treten unregelmäßig geformte dünne Knochenlamellen (Laminae) auf, die an der Spitze des Processus spinosus in anteroposteriorer Richtung nadelförmig verstärkt sein können (Abb. 1, 4B). Hierbei handelt es sich um sekundäre Desmalossifikationen des Ligamentum

supraspinale. Meist sind diese Laminae cranial deutlicher als caudal. Auf der cranialen Fläche des Arcus-neuralis-Daches befindet sich eine tief eingesenkte Area ligamenti elastici (Abb. 4B).

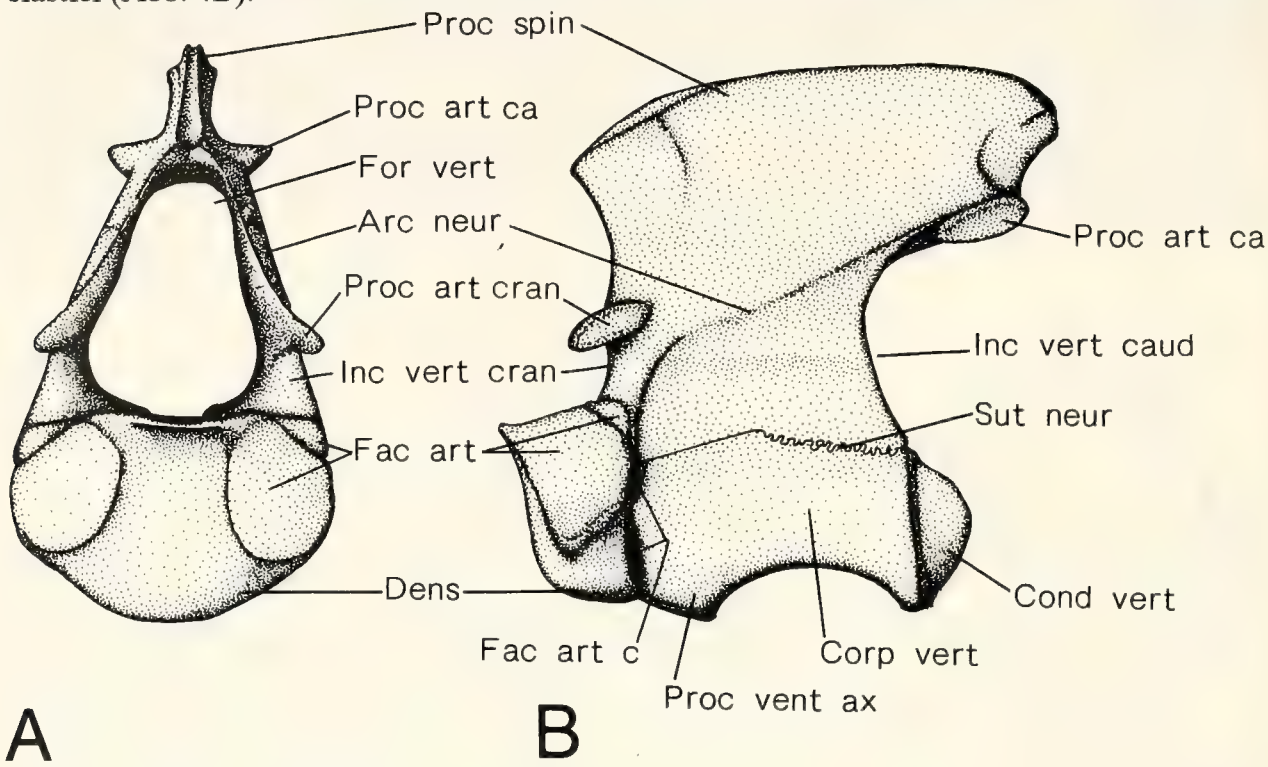


Abb. 3. *Alligator mississippiensis*; Axis von cranial (A) und von links (B). Man beachte das weite Lumen des Foramen vertebralis zur Aufnahme der Medulla oblongata sowie die Sutura neurocentralis und den sutural an den Corpus axialis angehefteten Dens. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

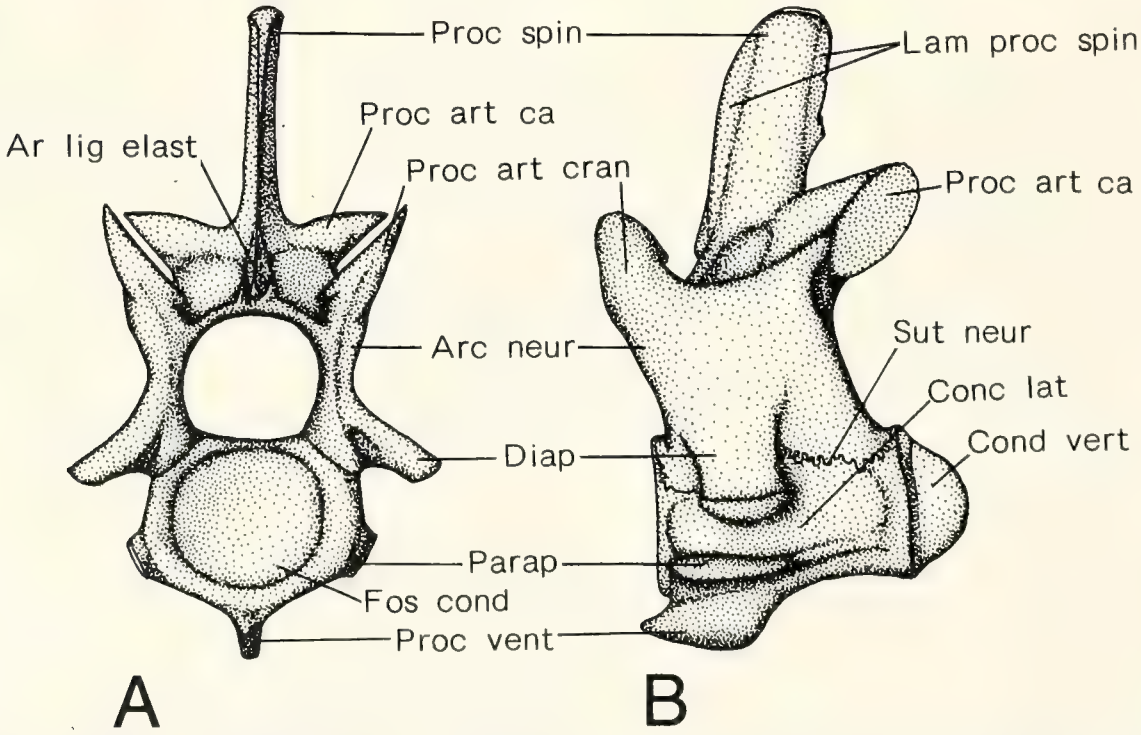


Abb. 4. *Alligator mississippiensis*; Halswirbel VII von cranial (A) und von links (B). Man beachte den ausgedehnten Processus ventralis, den schlanken Processus spinosus mit seinen Laminae und die Sutura neurocentralis, die die Facies articulares der Halsrippen voneinander trennt. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Rippen des dritten Halswirbels zeigen die typische Halsrippen-Gestalt (Abb. 1, 5E, F). Das Tuberculum ist etwas länger als das Capitulum, und die Incisura

capitulotubercularis ist tief eingeschnitten. Das Corpus der Rippe ist in der Längsrichtung orientiert. Cranial überragt ein kleiner Fortsatz die Fusionsstelle von Capitulum und Tuberculum (Processus cranialis costae; Abb. 5E, F). Caudal verbreitert sich die Rippe spatelförmig, wobei die Facies medialis konkav, die Facies lateralis konvex gewölbt ist. Die Facies medialis umfaßt den Processus cranialis der caudal folgenden Rippe und bildet so eine für die Mehrzahl der Halsrippen typische Articulatio plana.

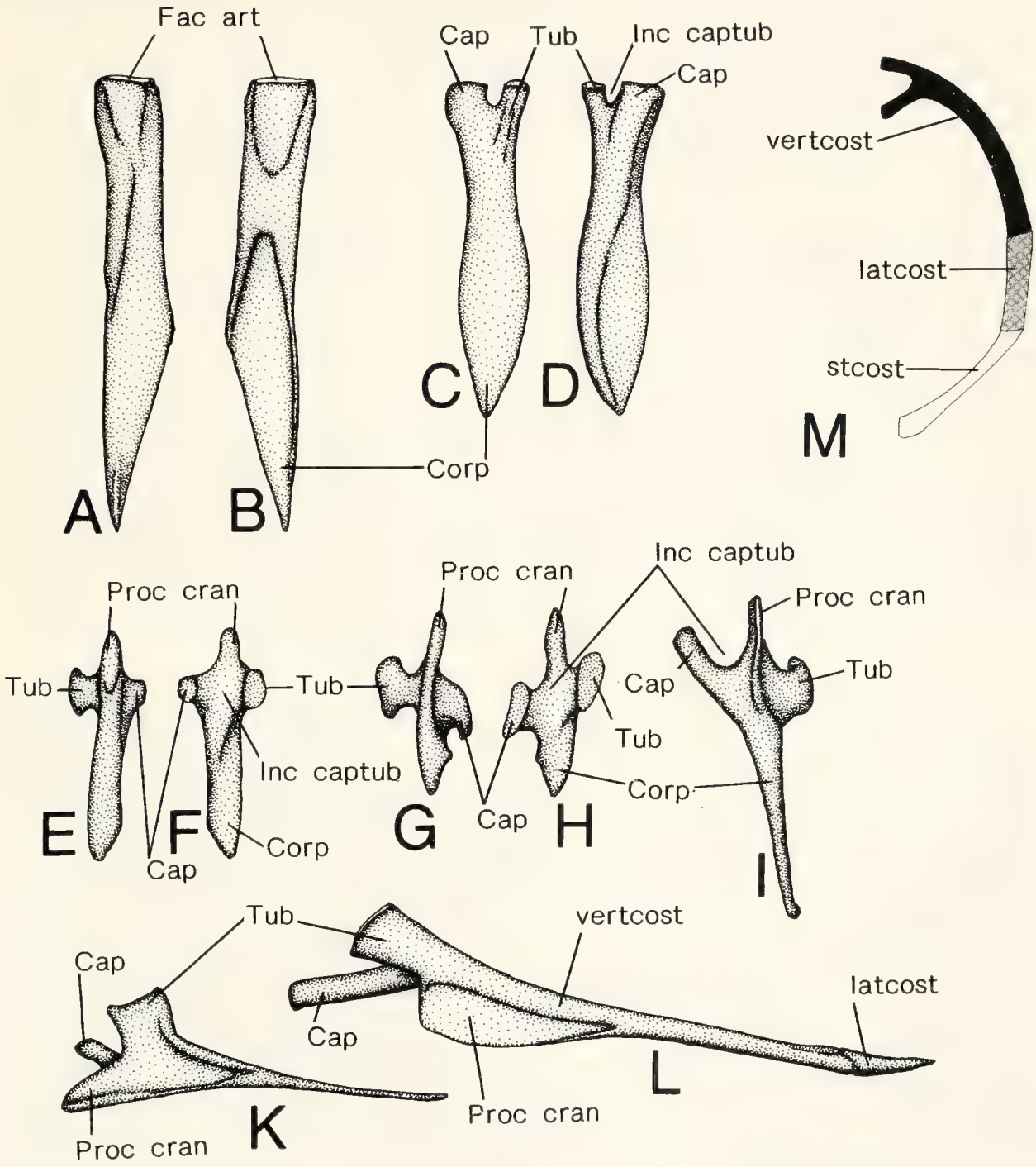


Abb. 5. *Alligator mississippiensis*; Rippen des Halses; linke Rippe des Corpus atlantis, Facies externa (A) und interna (B); linke Rippe des Axis, Facies externa (C) und interna (D); linke Rippe des Halswirbels IV, Facies externa (E) und interna (F); linke Rippe des Halswirbels VII, Facies externa (G) und interna (H); linke Rippe des Halswirbels VII, Facies lateralis (K) und linke Rippe des Halswirbels IX, Facies lateralis (L). Man beachte die Veränderung des Größenverhältnisses zwischen Corpus costae und Processus cranialis im Verlauf der Halswirbelsäule nach caudal (E-K) und die thoracalrippenartige Gestalt der Halsrippe IX mit ihrem kurzen laterocostalen Segment. Die Abb. 5M zeigt die Gliederung einer ursprünglichen Tetrapodenrippe. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Im weiteren Verlauf der Halswirbelsäule bis C VI verringert sich die Länge des Arcus neuralis zunehmend von seinem cranialen Rande her. Das geht auf Kosten der Area ligamenti elastici cranialis; ab C VIII fehlt sie vollständig und die Processus articulares craniales et caudales sind einander angenähert. Die Area ligamenti elastici caudalis dagegen nimmt an Umfang zu.

Der Neigungswinkel der Gelenkfläche der Processus articulares gegen die Sagittalebene nimmt kontinuierlich gegen den C IX zu, wo er ca. 70° erreicht. Die Processus articulares craniales, die bei C III nach anterodorsal ragen, richten sich zunehmend nach dorsal aus und stehen ab C V fast senkrecht auf der Horizontalebene. Die Höhe der Processus spinosi nimmt nach posterior zu und erreicht bei C IX ihr Maximum (Abb. 1).

Während die Schlankheit der Processus spinosi erhalten bleibt, verändert sich ihre Neigung gegen die Senkrechte: Die Processus spinosi der C IV, V und VI stehen lotrecht, diejenigen der posterior folgenden sind wie der des C III nach caudal geneigt. Die Größe der Processus transversi nimmt kontinuierlich nach caudal zu, ebenso die des Processus ventralis.

Auch die Costae cervicales sind im Verlaufe der Halswirbelsäule gestaltlichen Veränderungen unterworfen (siehe oben; Abb. 5). Capitulum und Tuberculum werden immer breiter, aber nur das Capitulum nimmt dabei auch beständig an Länge zu. Während sich bis C VII der Processus cranialis des Corpus costae vergrößert, nimmt die Länge des Corpus selbst ab, bis beide Rippenteile etwa gleich lang sind. Bei C VIII nimmt die Länge des Corpus wieder so stark zu, daß es etwa vier mal so lang ist wie der Processus cranialis (Abb. 1, 5). Der Querschnitt dieses langen Corpus ist nicht mehr abgeflacht wie der der vorangegangenen Halsrippen, sondern rundlich. Die Rippe weist deutlich nach ventrolateral und nicht mehr nach caudal wie die anderen Halsrippen. Sie liegt statt dessen mit ihrer Extremitas posterior dem Processus cranialis der völlig anders gestalteten Rippe des IX Halswirbels auf (Abb. 1). Diese neunte Halsrippe zeigt die Gestalt einer gewöhnlichen zweiköpfigen Tetrapoden-Rippe (Abb. 5M), die bogenförmig nach ventrolateral gerichtet ist. Der Processus cranialis erhebt sich als langgestreckt dreieckige Knochenlamelle von der Margo cranialis und nimmt ca. ein Viertel der Corpus-Länge ein. Der Querschnitt der Extremitas distalis ist oval. Die neunte Halsrippe trägt ein kurzes, knorpeliges laterocostales Segment, das nicht mit dem Sternum in Verbindung steht, sondern der posterior folgenden ersten Thoracalrippe angenähert ist (Abb. 1).

3.2. Wirbelsäule und Rippen von Thorax und Lende (Abb. 1, 5-8)

Die Th I und II sind dem C IX sehr ähnlich, doch nimmt die Breite des Processus spinosus von Th I auf Th II drastisch zu. Gleichzeitig ist, verglichen mit C IX, der caudale Anteil des Arcus neuralis-Daches und das Corpus vertebralis verlängert. Die Höhe der Processus spinosi nimmt hinter C IX wieder ab. Die horizontale Ausrichtung der Facies articulares der Processus articulares wird weitergeführt und erreicht bei Th II den für die Rumpfwirbel typischen Winkel von 80° (vgl. Abb. 6A, B). Die Processus transversi der Th I und II sind im Querschnitt oval und nehmen gegenüber denen des C IX an Länge zu. Sie schwenken von der lateroventralen Richtung in die Horizontalebene. Die Fovea costalis des zweiten Thoracalwirbels befindet sich auf einer prominenten Diapophyse am Corpus vertebralis. Die Foveae articulares der Capitula von Rippe X und XI befinden sich auf der Sutur. Der Processus ventralis erreicht bei diesem Wirbel seine maximale Größe. Die Sutura neurocentralis bleibt wie bei allen folgenden Rumpfwirbeln erhalten.

Während das kurze, knorpelige laterocostale Segment bei allen Thoracalrippen erhalten bleibt, fehlt das sternocostale Segment ab der zehnten. Entsprechend der Nomenklatur in der Humananatomie werden die Costae I bis VI als Costae verae (echte Rippen), die Costae VII bis IX als Costae spuriae (falsche Rippen) und die folgenden als Costae fluctuantes (kurze Rippen) bezeichnet. Die Costa fluctuans des Th XI ist winzig klein. Die vier verbleibenden rippenfreien Dorsalwirbel sind Lumbalwirbel.

Die vertebrocostalen Segmente der Thoracalrippen I und II ähneln dem der neunten Cervicalrippe. Die Länge des Capitulum erreicht bei Th II ihr Maximum, während diejenige des Tuberculum gegenüber dem der Thoracalrippe I abnimmt (vgl. Abb. 8A). Die Höhe des Processus cranialis costae nimmt ebenfalls ab, und der proximale Rand des Processus, der im Gegensatz zu dem der neunten Halsrippe abgerundet erscheint, ist bei der Thoracalrippe II deutlich von der Fusionsstelle von Capitulum und Tuberculum abgesetzt. Das Corpus der zweiten Thoracalrippe hat den größten Querschnitt von allen Rippen im Krokodilrumpf. Die Rippe trägt wie alle folgenden Thoracalrippen kurz vor der Extremitas distalis einen knorpeligen, nach posterodorsal gerichteten Processus uncinatus,

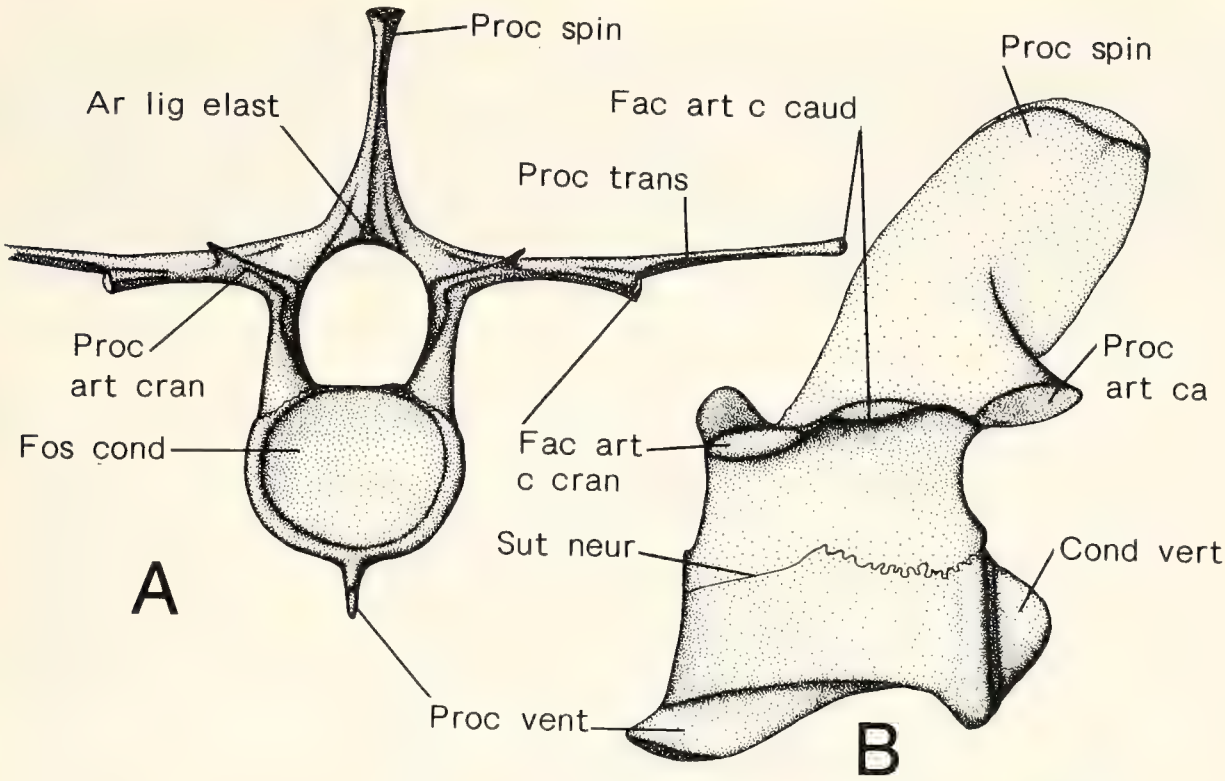


Abb. 6. *Alligator mississippiensis*; Thoracalwirbel III von cranial (A) und von links (B). Man beachte den breiten, nach caudal geneigten Processus spinosus und den ausgeprägten Processus ventralis. Parapophyse und Diapophyse liegen gemeinsam auf dem Processus transversus; auch hier ist die Sutura neurocentralis deutlich zu erkennen. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3.

der keinen direkten Kontakt zur Margo caudalis des Corpus costae hat. Der Processus uncinatus ist vielmehr eingebettet in das sehr derbe Myoseptum des M. iliocostalis, das die Margo caudalis der Rippe beträchtlich nach posterolateral erweitert (vgl. Kapitel 6.7.3.). Bis einschließlich Th IX tragen alle Rippen des Rumpfes derartige Processus uncinati. An die stark verbreiterten Extremitates distales aller Thoracalrippen schließen sich die knorpeligen latero- und sternocostalen Segmente an, über die bis zum Rippenpaar des achten Thoracalwirbels der Kontakt zum Sternum hergestellt wird. Die einzelnen Segmente einer Rippe sind syndesmotisch miteinander verbunden.

Wegen des von den übrigen Rumpfwirbeln abweichenden Baues der Rippenaufhängung bezeichne ich die ersten drei Thoracalwirbel (-rippen) im folgenden als Prothoracalwirbel (-rippen).

Von den drei Prothoracalwirbeln ähnelt der dritte den restlichen Rumpfwirbeln am meisten (Abb. 6). Ein auffälliger Unterschied zu den folgenden Thoracalwirbeln ist jedoch ein deutlicher Processus ventralis. Das Corpus vertebralis ist in der Mitte zwischen den Gelenken im Querschnitt dreieckig, und eine Fovea costalis fehlt gänzlich. Der Processus spinosus ist ca. dreiviertel so lang wie hoch und zeigt apikal eine deutliche laterale Verbreiterung. Wie bei den vorangegangenen Thoracalwirbeln ist nur eine caudale Area ligamenti elastici vorhanden. Am auffälligsten aber ist der Bau der Processus transversi (Abb. 6). Sie liegen den Processus articulares craniales genähert in der Horizontalebene, ragen weit nach lateral, besitzen eine breite schwertförmige Gestalt und tragen je zwei nach distal weisende ovale Facies articulares für die Rippen. Die craniale Facies articularis befindet sich etwa in der Mitte zwischen der Basis und der Extremitas distalis des Processus transversus, die posterior gelegene auf der Extremitas distalis (Abb 6A). Die Art der Rippengelenkung auf dem Processus transversus wird als Synapophyse bezeichnet (ROMER 1976).

Entsprechend sind die Gelenke auf den Costae thoracales ab Th III modifiziert (Abb. 7, 8B, C). Eine Incisura capitulotubercularis fehlt gänzlich. Das Capitulum artikuliert mit der Facies articularis costae cranialis auf dem Processus transversus. Das Tuberculum behält seine Artikulationsstelle auf der Extremitas distalis des Processus transversus bei. Die Margo caudalis des Capitulum ist mit der Margo cranialis des Processus transversus

syndesmotisch verbunden. Der Processus cranialis erscheint auf der dritten Thoracalrippe noch als schwache Erhebung auf dem Distalteil der Margo cranialis. Ab Thoracalrippe IV ist der Processus cranialis reduziert.

Höhe und Breite der Processus spinosi bleiben im gesamten Rumpfbereich konstant. Die dünnen Knochenlaminae an der Margo cranialis und caudalis der Processus, insbesondere in der Thoraxregion, sind so ausgedehnt, daß nur noch schmale Lücken zwischen den Processus spinosi offen bleiben. Die Neigung der Processus nach caudal nimmt zum Th V hin kontinuierlich ab. Die Processus spinosi der Th V bis VII stehen senkrecht und die der posterior folgenden Thoracalwirbel sind zunehmend nach cranial geneigt.

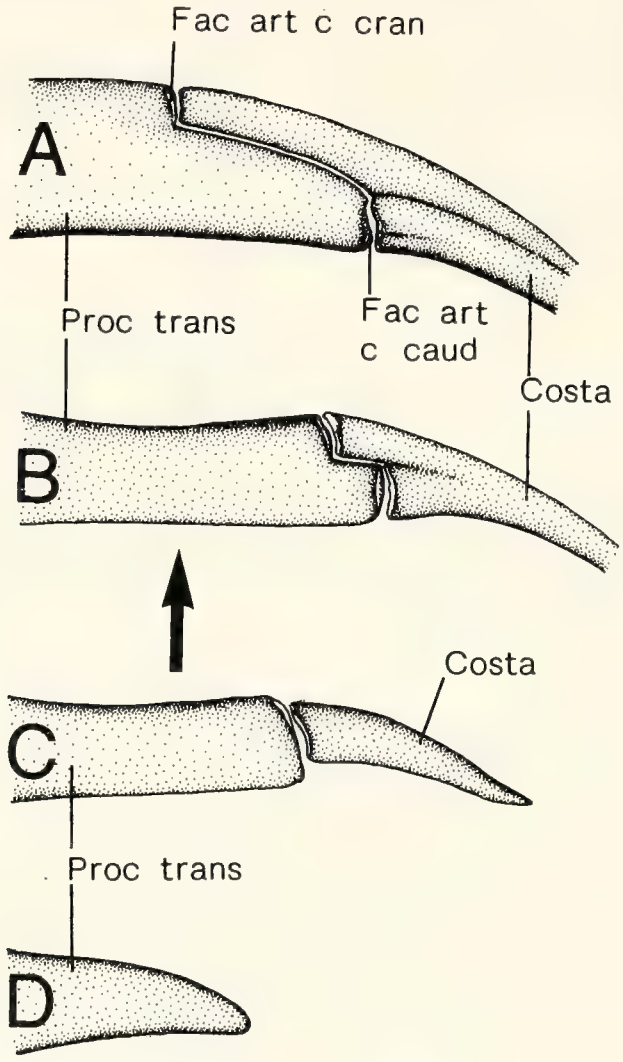


Abb. 7. *Alligator mississippiensis*; Processus transversi des Dorsum und die Articulationes costae von dorsal gesehen; Thoracalwirbel I (A), Thoracalwirbel VI (B), Thoracalwirbel XI (C) und Thoracalwirbel XV (D). Man beachte, wie das anteriore Rippengelenk nach distal wandert (A, B) und schließlich beide Facies articulares auf der Extremitas distalis des Processus transversus verschmelzen (C). D zeigt den rippenfreien Processus transversus der Lumbalregion (Thoracalwirbel XII bis XV). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Processus transversi erreichen bei Th VII ihre größte laterale Ausdehnung, die dann zum letzten (fünfzehnten) Rumpfwirbel hin kontinuierlich abnimmt. Die Breite der Processus transversi verringert sich bereits bei Th VIII um ca. ein Drittel gegen diejenigen des siebenten und bleibt dann bis Rumpfwirbel XIV etwa konstant. Der Processus transversus des fünfzehnten Rumpfwirbels jedoch ist nur halb so breit wie der des vierzehnten (Abb. 7). Die Entfernung zwischen der cranialen und caudalen Rippengelenkung verringert sich zunehmend, schließlich verschmelzen die beiden Gelenkflächen auf der Extremitas distalis des Processus transversus von Th XI miteinander (Abb. 7C). Ab Th XI fehlen sie gänzlich und die Extremitas distalis erscheint abgerundet (Abb. 7D, 8A-E).

Eine Torsion des Corpus costae, wie sie bei den Thoracalrippen I und II zu beobachten ist, ist bei der dritten Thoracalrippe schwach und fehlt ab der vierten ganz. Die vertebrocostalen Rippensegmente sind ossifiziert und kurz im Verhältnis zu den knorpeligen latero- und sternocostalen Segmenten. Das längste sitzt am Th VIII. Die Rippensegmente ragen nach caudolateral und erreichen mit ihrer Extremitas distalis jeweils die Höhe des Processus transversus des posterior folgenden Wirbels. Die Biegung der vertebrocostalen Segmente der Thoracalrippen I bis VII ist doppelt: Facies medialis und Margo caudalis sind konkav. Die posterior folgenden zeigen von laterodorsal gesehen eine schwache S-förmige Krümmung (Abb. 8C).

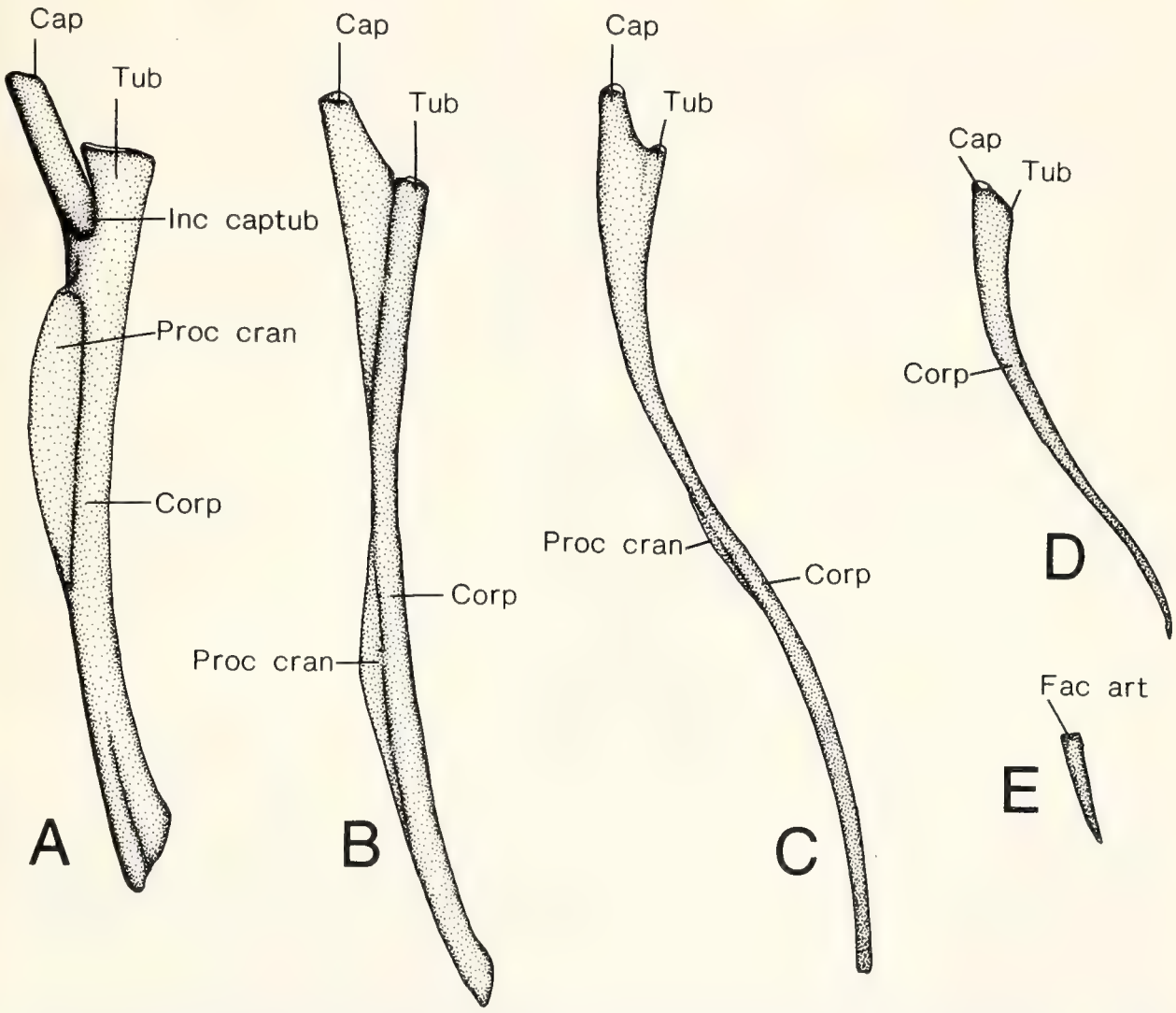


Abb. 8. *Alligator mississippiensis*; vertebrocostale Segmente der Thoracalrippen; Facies externa. Rippe des Thoracalwirbels I (A), III (B), VIII (C), X (D), XI (XI). Man beachte die Zweiköpfigkeit der Thoracalrippe I (A), die Veränderung der Gelenkverhältnisse bei den folgenden Thoracalrippen (B-E), ebenso die Reduktion des Processus cranialis. Die Thoracalrippen X und XI tragen keine lateralen Segmente mehr. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

3.3. Sternum und Gastralia (Abb. 9)

Das Sternum von *Alligator mississippiensis* besteht aus einer knorpeligen schmalen Platte, die cranial löffelartig verbreitert ist und caudal in ein paariges Xiphisternum ausläuft. Die schlanke Interclavicula liegt dieser Knorpelmasse ventral auf und ist im Sternalbereich die einzige massive Struktur. Rippen und Coracoide gelenken am lateralen Rande des Sternalknorpels (Abb. 9).

Die acht Paar Gastralia sind ossifiziert und in den M. rectus abdominis eingelagert. Der Bauchrippenkorb schließt die Lücke zwischen dem Sternum und den Ossa pubis. Das posteriore Gastraliapaar ist besonders kräftig gebaut und unmittelbar an der Pars cartilaginea der beweglichen Ossa pubis befestigt. Es erreicht den anterolateralen Rand der

knöchernen Ossa pubes. Die Gastralia sind V-förmig angeordnet. Die Spitze der Gastraliaspangen weist nach cranial.

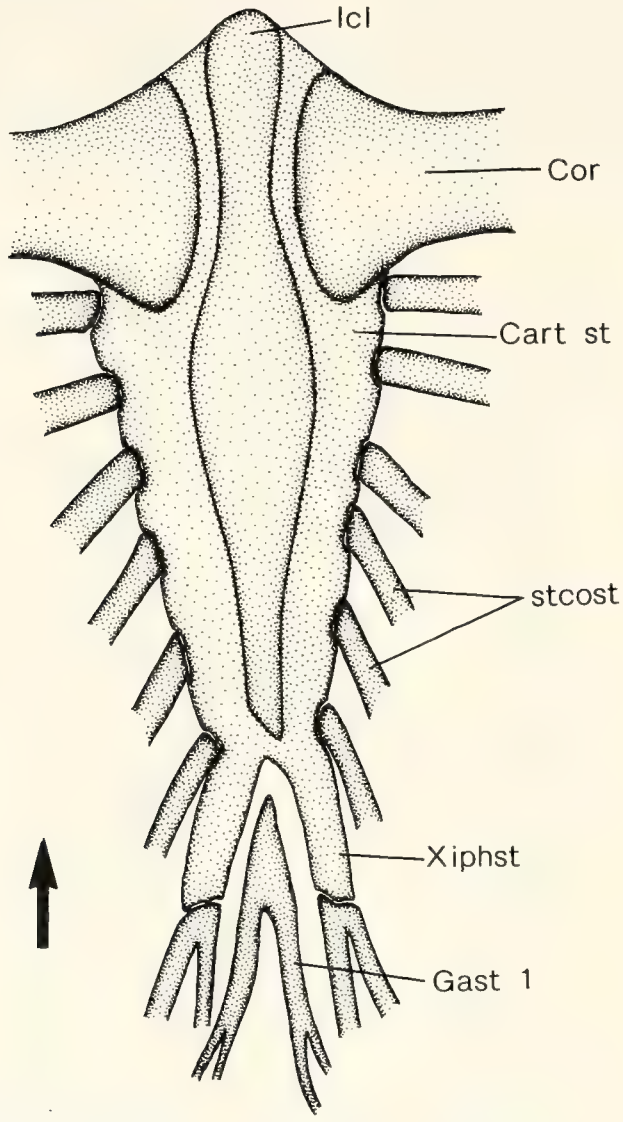


Abb. 9. *Alligator mississippiensis*; Sternum und Ansätze der sternocostalen Rippensegmente sowie der Coracoide von ventral gesehen. Man beachte, daß die gesamte Sternalplatte wie die sternocostalen Rippensegmente aus Hyalinknorpel bestehen, dem die Interclavicula ohne knöchernen Kontakt zu den Coracoiden ventral aufgelagert ist. Zwischen die posterioren Schenkel der Sternalplatte ragt die Spitze des ersten Abdominalrippenpaares. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

3.4. Wirbelsäule und Rippen der Beckenregion (Abb. 10)

Das Sacrum von *Alligator mississippiensis* besteht wie das aller Krokodile aus zwei Sacralwirbeln (Vertebrae sacrales). Die Form ihrer Corpora wird durch die breiten, rechteckigen Ansätze der Sacralrippen bestimmt: Processus transversus und Fovea costalis bilden eine gemeinsame Lagerfläche für die Costa sacralis, wobei der Processus transversus des zweiten Sacralwirbels stärker nach caudolateral gerichtet ist als der des ersten. Die Sutura neurocentralis bleibt bei beiden Sacralia erhalten. Die Gelenke zwischen den beiden Sacralia sind entsprechend denen der Dorsalwirbelsäule ausgebildet. Der zweite Sacralwirbel ist amphicoel, seine Processus articulares caudales sitzen weiter dorsal als die des ersten.

Die Neigung der Processus spinosi nach anterior entspricht derjenigen der Lumbalwirbel. Der Dornfortsatz des zweiten Sacralwirbels ist der breiteste der gesamten Wirbelsäule. Seine Area ligamenti elastici caudalis ist reduziert. Die massiven Costae sacrales sind sutural (Sutura serrata) mit den Sacralia und dem Ilium verbunden (Abb. 10).

Das erste Sacralrippenpaar erreicht mit einem anteroventral liegenden Fortsatz die Facies articularis caudalis des letzten Lumbalwirbels (Abb. 10).

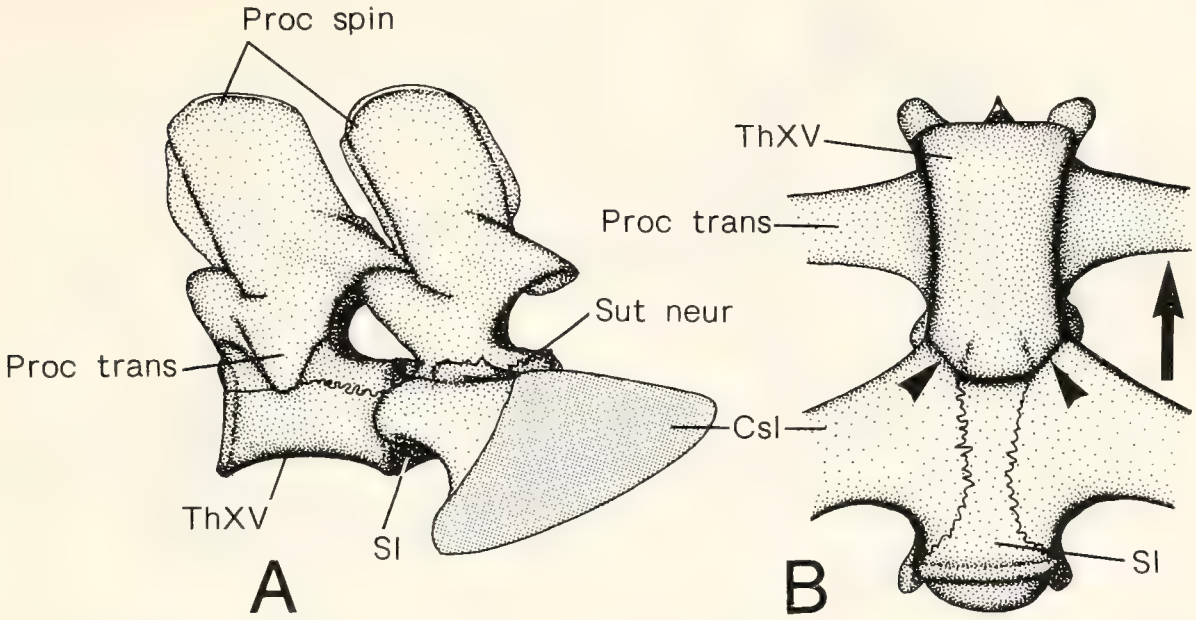


Abb. 10. *Alligator mississippiensis*; Verbindung zwischen Thoracalwirbel XV und Sacralwirbel I von links (A) und von ventral (B). Man beachte die Sutur zwischen Sacralrippe und Corpus vertebralis des Sacralwirbels I. Die Sutura neurocentralis ist erhalten. In B ist ferner die Kontaktfläche der ersten Sacralrippen zur Facies articularis caudalis des Thoracalwirbels XV dargestellt (dreieckige Pfeile). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

3.5. Schwanzwirbelsäule, Schwanzrippen und Hämalbögen (Abb. 8-13)

Die Schwanzwirbelsäule des untersuchten *Alligator* besteht aus 44 Wirbeln. Die Schwanzwirbelzahl variiert jedoch individuell. Der erste Schwanzwirbel besitzt im Vergleich zu seinen Nachbarn einen kurzen, im Querschnitt halbkreisförmigen Wirbelkörper (Corpus vertebrale). Sowohl die craniale Gelenkfläche (Facies articularis cranialis) als auch die caudale Gelenkfläche (Facies articularis caudalis) ist mit einem Condylus versehen, wobei der craniale flacher ist (Abb. 8A, B).

Die ersten vier Caudalwirbel sind durch sehr kurze Processus transversi charakterisiert, deren Gelenkflächen tief zerklüftet sind. Die Gelenkfläche des Processus transversus verschmilzt mit derjenigen der Diapophyse zu einem großen Articulationsareal, das durch die neurocentrale Sutur in zwei übereinanderliegende Teile geteilt wird. So entsteht eine große, die neurocentrale Sutur übergreifende Lagerfläche für die kurzen, schwertförmigen Schwanzrippen (Abb. 11, 12). Etwa auf der Hälfte seiner longitudinalen Ausdehnung zeigt die Basis des Processus transversus einen Recessus mit gezackten Rändern, in den der entsprechende Zapfen der Caudalrippe greift. Beim ersten Schwanzwirbel wächst die Fovea costalis zu einem Zapfen aus, der in eine Grube auf dem ventromedialen Teil der Costa- Artikulationsfläche greift. Die ventrale Verzahnung der Caudalrippen fehlt ab Ca II, während die dorsale bis Ca IV persistiert, ja sogar an Breite zunimmt. Bei den Ca V bis XVI sind die Processus transversi nahtlos mit den Schwanzrippen verschmolzen (Processus costales). Diese Processus costales nehmen nach posterior kontinuierlich an Größe ab und sind am Ca XVI eben noch als kleine Wärzchen erkennbar, die oft nur einseitig vorhanden sind. An die Stelle der Processus costales tritt an den folgenden Caudalwirbeln eine niedrige Leiste, die die Basen der Processus articulares miteinander verbindet (Abb. 13).

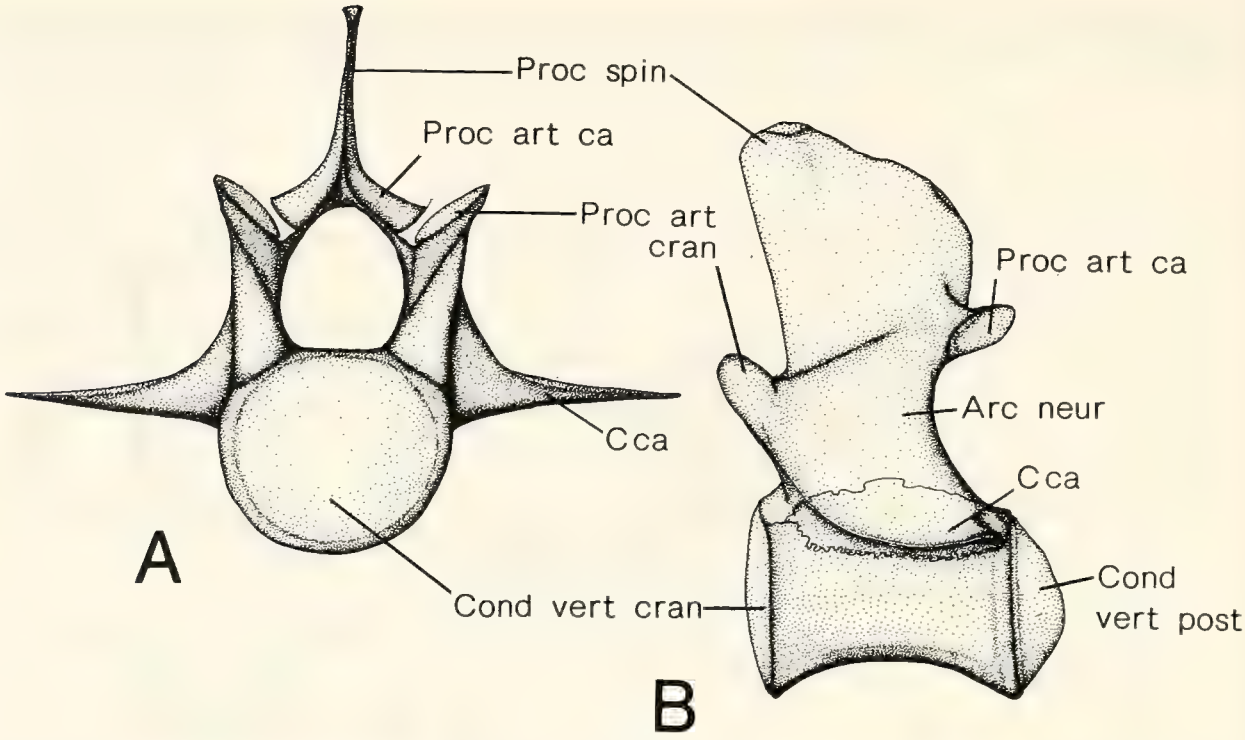


Abb. 11. *Alligator mississippiensis*; Schwanzwirbel I von anterior (A) und von links (B). Man beachte die beiden Condyli auf den Facies articulares anterior und posterior und den breiten nach cranial geneigten Processus spinosus. Die kurze Schwanzrippe ist mit dem Processus transversus und dem Corpus vertebralis sutural verbunden (vgl. Abb. 1, 3B, 4B, 6B). Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Ca XXIII fehlt auch dieser Rest der Lamina (Abb. 13B). Das distale Ende der Processus spinosi ist in diesem Bereich der Schwanzwirbelsäule mit einer rundlichen Knorpelkappe, der Cartilago apicalis versehen (Abb. 13).

Die Neigung der Processus spinosi gegen die Horizontale nach cranial nimmt posterior des Ca III graduell ab. Der des Ca VIII steht schließlich senkrecht auf dem Corpus vertebralis. Die posterior folgenden Wirbel sind durch leicht nach caudal geneigte Processus spinosi gekennzeichnet. Die Höhe der Fortsätze bleibt bis Ca XVII konstant. Dann nimmt bei abnehmender Höhe ihre Neigung nach caudal zu. Sie beträgt ab Ca XXIII etwa 80^0 gegen den Wirbelkörper. Dieser Winkel bleibt dann bis zur Schwanzspitze konstant.

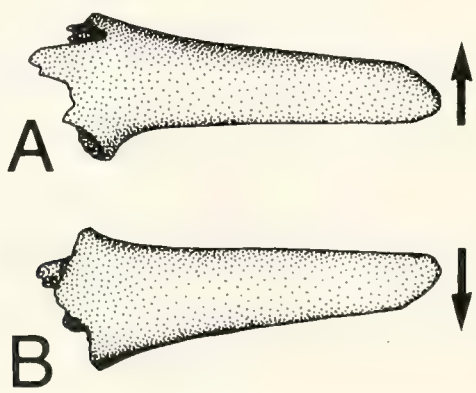


Abb. 12. *Alligator mississippiensis*; Die rechte Rippe des Schwanzwirbels II von dorsal (A) und von ventral (B). Man beachte die Kontaktfläche zum Processus transversus und zum Corpus des zweiten Schwanzwirbels. Pfeile weisen nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Gelenkflächen der Processus articulares werden nach caudal kleiner. Ihre Neigung gegen die Sagittalebene erreicht bei Ca XXIII ca. 20°. Weiter posterior reduzieren sich die auf gemeinsamen Sockeln liegenden Processus articulares auf kleine, stiftförmige Fortsätze ohne distinkte Gelenkfläche (Abb. 13).

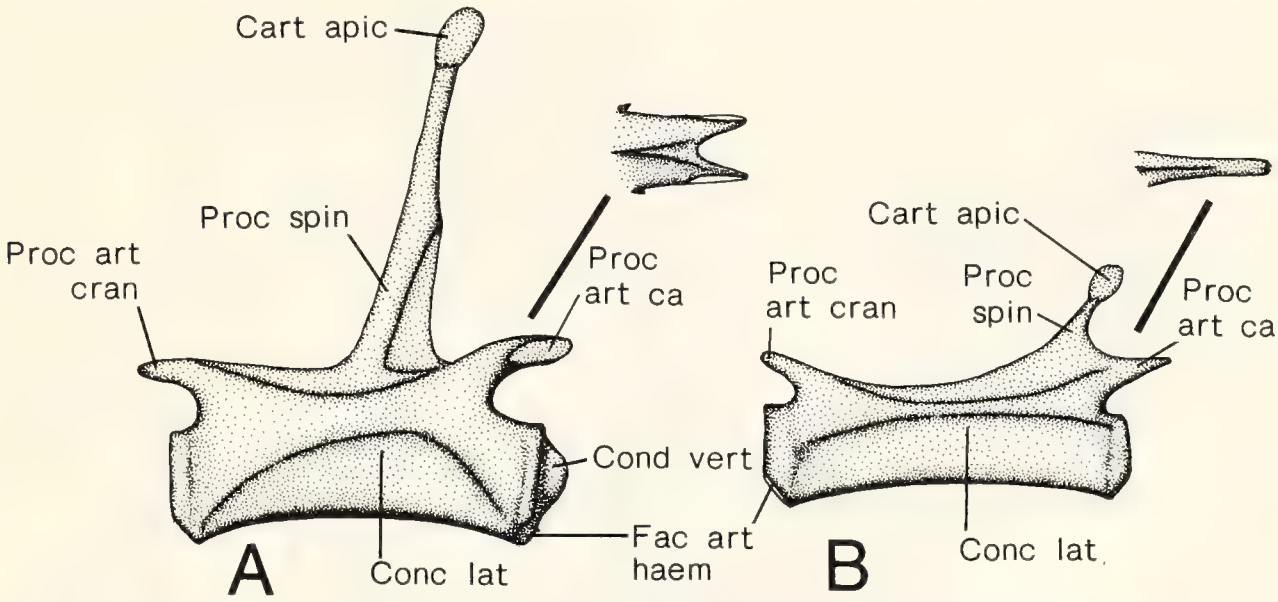


Abb. 13. *Alligator mississippiensis*; linke Seite von Schwanzwirbel XIX (A) und XXVII (B). Die Processus articulares posteriores der beiden Wirbel sind in Dorsalansicht herausgezeichnet. Man beachte den hohen, schlanken Processus spinosus in A, den kurzen, nach posterior gerichteten Processus spinosus in B, ebenso die knopfförmigen Apikalknorpel auf den Dornfortsatzspitzen. Anstelle der Processus transversi sind laterale Längsleisten ausgebildet. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Der Querschnitt des Corpus vertebralis wird im Verlauf der Schwanzwirbelsäule nach posterior immer geringer. Die Concavitas lateralis ist bei Ca XXIII noch deutlich ausgeprägt, wird dann aber rasch flacher. Auch die Condyli auf der Facies articularis caudalis treten immer weniger deutlich hervor, bis die Wirbelkörpergelenke (Articulationes intervertebrales) ab Ca XXIII als biplane Gelenke vorliegen (Abb. 13B).

Die Arcus haemales und die Processus haemales liegen als vollständig verschmolzene Knochenkomplexe vor. Mit zwei in der Sagittallinie zusammenstoßenden Facies articulares gelenkt der Arcus haemalis zwischen zwei aufeinanderfolgenden Wirbelkörpern. Die Extremitas distalis des Processus haemalis ist im proximalen Schwanzbereich etwas verbreitert und lateral zusammengedrückt. Je weiter posterior die Processus haemales stehen, desto stärker sind sie nach caudal gebogen (vgl. Abb. 43). Im weiblichen Geschlecht fehlt der Haemalbogen des Ca I und der des Ca II ist sehr kurz (Eipassage; Abb. 17).

Die terminalen Caudalwirbel sind beim vorliegenden Exemplar knorpelig. Sie erinnern an Regenerate. Solche Wirbel sind aber auch an Stücken vorhanden, deren Schwanzspitze vollständig erhalten ist.

4. Ligamente des Achsenskeletts

4.1. Intervertebrale Ligamente (Abb. 14-17)

Die intervertebralen Ligamente sind nur im Cranialbereich der Halswirbelsäule relativ kräftig ausgebildet. Besonders zwischen den Komponenten des Proatlas-Atlas-Axis-Komplexes treten viele Ligamente auf.

Die Ligamente des Atlas-Axis-Komplexes sind auf den Abbildungen 14 und 15 dargestellt. Zwischen den Exoccipitalia dorsal des Foramen magnum und der Innenfläche des Proatlas verläuft das starke Ligamentum proatlanto-occipitale. Der Proatlas ist über das paarige Ligamentum proatlanto-arcuale mit der Dorsolateralfläche des Arcus atlantis verbunden. Die Pars anterolateralis des zweiteiligen Ligamentes entspringt auf den ventralen Arealen der Proatlas-Innenfläche, während seine Pars posterior auf der caudalen Kante des Proatlas ihren Ursprung nimmt. Ein weiteres Ligament nimmt seinen Ursprung auf der dorsalen Kante des Proatlas und zieht zum anterodorsalen Rand des Processus spi-

nosus axialis, wo es auf einer verbreiterten, konkav eingesenkten Fläche inseriert. Es handelt sich um den am weitesten cranial gelegenen Teil des Ligamentum supraspinale (vgl. BAUMEL & al. 1979).

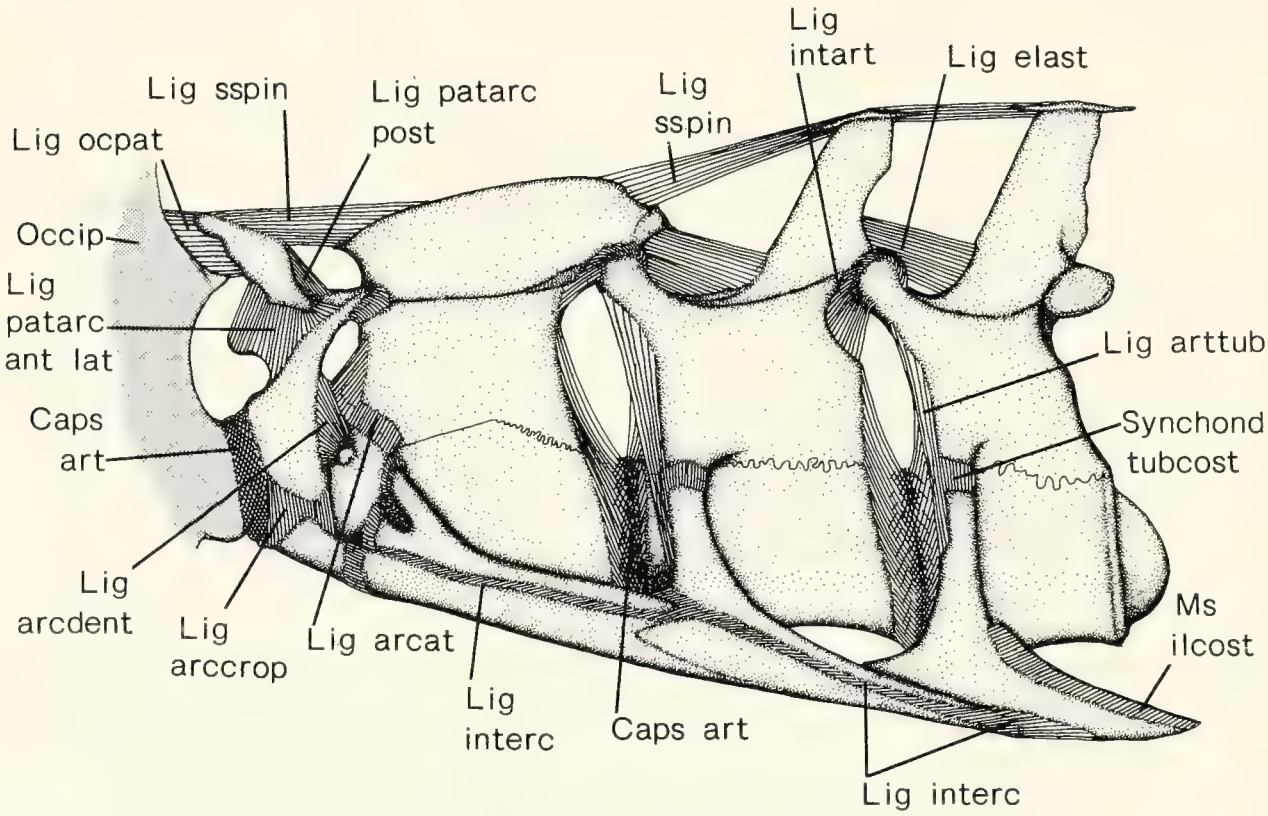


Abb. 14. *Alligator mississippiensis*; Ligamente zwischen Cranium und Halswirbelsäule sowie intervertebrale Ligamente zwischen Atlas, Axis und zwei weiteren Halswirbeln in Lateralansicht (von links). Man beachte das verhältnismäßig starke Ligamentum elasticum interlaminare, die dornförmigen Sesamoide in den Ansätzen des Ligamentum supraspinale und die Ineinanderschachtelung der ersten drei Halsrippenpaare, die untereinander durch intercostale Ligamente verbunden sind. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Das Ligamentum arcuocorporis atlantis zieht vom ventrolateralen Rand der beiden Arcualia des Atlas nach ventral zum antero- und laterodorsalen Rand des Corpus atlantis. Es umfaßt den Dens von lateral. Auf der Ventralfläche des Corpus atlantis entspringen in zwei flachen Depressionen die paarigen Ligamenta atlantocostales, die an die Basis des ersten Halsrippenpaares ziehen. Die beiden Ligamente überspannen die Ventralseite der Syndesmose zum Dens vollständig. Ebenfalls auf der Ventralseite des Corpus atlantis zieht das Ligamentum atlantodentale von der Margo caudalis des Corpus atlantis an die Ventralfläche des Dens. Einige Kollagenfaserbündel dieses Ligaments ziehen auch an die Margines mediales der Atlasrippen (Abb. 15). Der Gelenkspalt zwischen Fossa condyloidea und Condylus occipitalis wird durch die fibröse Capsula articularis abgedeckt.

Nicht nur der craniale Teil des Ligamentum supraspinosum verbindet den Atlas-Proatlas-Komplex mit dem Axis, sondern auch die fibröse Capsula articularis des Zygapophysen-Gelenkes zwischen Atlas und Axis sowie das Ligamentum arcuodentale. Letzteres entspringt auf der caudalen Kante des Arcus atlantis und zieht an einen kleinen Tuberkel auf der Lateralfläche des Dens. Der Dens selbst steht über das Ligamentum neurodentale mit dem Arcus neuralis des Axis in Verbindung.

Die nachfolgenden Wirbel der Halswirbelsäule sind über die Bandapparate der einzelnen Capsulae articulares miteinander verbunden, die den Gelenkspalt und den Discus intervertebralis bedecken (Abb. 11). Die Ursprünge dieser schräg verlaufenden Kollagenfasern reichen weit auf den caudalen, beziehungsweise cranialen Rand der Arcus neurales. Auf der Ventralseite der Disci intervertebrales biegen lateral aus den Capsulae articulares Kollagenfaserbündel aus. Sie verlaufen in posterolateraler Richtung, überkreuzen sich cranial des Processus ventralis und ziehen an die Capitula der Halsrippen (Abb. 15). Der Ursprung dieser Ligamenta discocapitulares befindet sich überwiegend auf der posteroventralen Kante des jeweils anterioren von zwei miteinander gelenkenden

Halswirbeln. Das Vorkommen der Ligamenta discocapitulares ist gebunden an das Vorhandensein von Processus ventrales und zweiköpfigen Rippen. Sie kommen also bis einschließlich Th III vor.

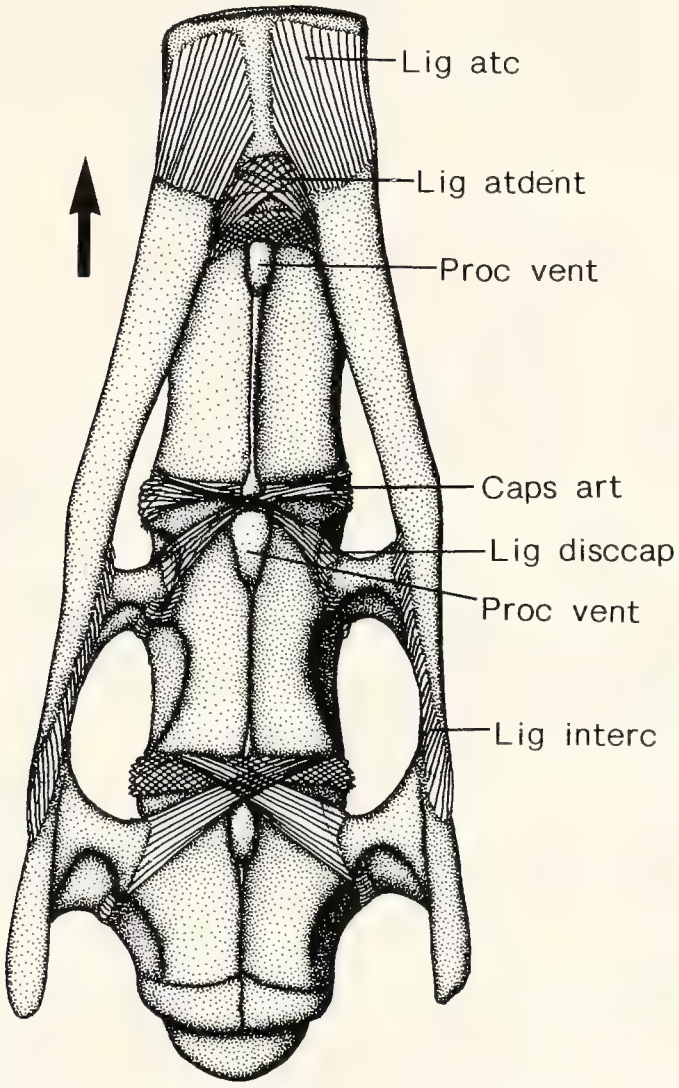


Abb. 15. *Alligator mississippiensis*; intervertebrale Ligamente der cranialen Halswirbelsäule von ventral gesehen. Man beachte die sich kreuzenden Ligamente, die aus dem Discus intervertebralis kommend an die Basis der Capitula ziehen (Ligamenta discocapitulares). Das zweite Halsrippenpaar ist vom ersten verdeckt. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Gelenke zwischen den Processus articulares sind umhüllt von einer dünnen, fibrösen Capsula articularis. Die meisten in der Capsula enthaltenen Kollagenfaserbündel überbrücken nur den Gelenkspalt. Die cranialen Faserbündel der Kapsel ziehen jedoch vom Processus articularis cranialis des posterioren Wirbels an die Incisura vertebralis caudalis und den Processus articularis caudalis des anterioren Wirbels (Ligamentum interarticulare). Dieser Verbindungsmodus bleibt über Hals-, Rumpf- und Schwanzwirbelsäule erhalten, bis die contralateralen Processus articulares zu einem gemeinsamen Fortsatz verschmelzen (ab Ca XXIII; vgl. Abb. 14, 16, 17). Beide Processus articulares liegen ab dort in einer gemeinsamen Kapsel; das Ligamentum interarticulare bleibt beiderseits des Gelenkfortsatzes -wenn auch schwach ausgeprägt- erhalten.

Die Processus spinosi der einzelnen Wirbel sind durch zwei Ligamente verknüpft: das Ligamentum elasticum interlaminare und das Ligamentum supraspinale (Abb. 14, 16, 17). Das erstere entspringt auf der Area ligamenti elastici, die sich auf der Facies caudalis der Processus spinosi befindet (vgl. Kapitel 3.1.), und zieht von dort auf die Area ligamenti elastici auf der Facies cranialis des Processus spinosus des dahinter folgenden Wirbels. Das Ligament beginnt auf der Area ligamenti elastici des Axis mit einem recht stattlichen Querschnitt. Die Ursprungsfläche des Ligamentes ist entsprechend tief ausgehöhlt. Im Ver-

laufe der Halswirbelsäule nimmt der Querschnitt des Ligamentes kontinuierlich ab. Das zwischen den Th III und IV verlaufende Ligament verschmälert sich caudal auf seine für den Rumpf typische Größe (vgl. Abb. 16). Ab Th IV ist das Ligamentum elasticum interlaminare als kleines, lateral zusammengedrücktes Bändchen erkennbar, das zwischen den beiden Blättern des Septum interspinosum verläuft. Dafür aber sind die knöchernen Laminae spinosi sehr ausgedehnt und treten über Knorpelplatten, die dorsal des Ligamentum elasticum interlaminare zwischen die Blätter des Septum interspinosum eingelagert sind, miteinander in Kontakt. Im posterioren Bereich der Schwanzwirbelsäule bleibt das Ligamentum elasticum interlaminare klein, auch wenn die Processus spinosi isoliert im Septum interspinale stehen.

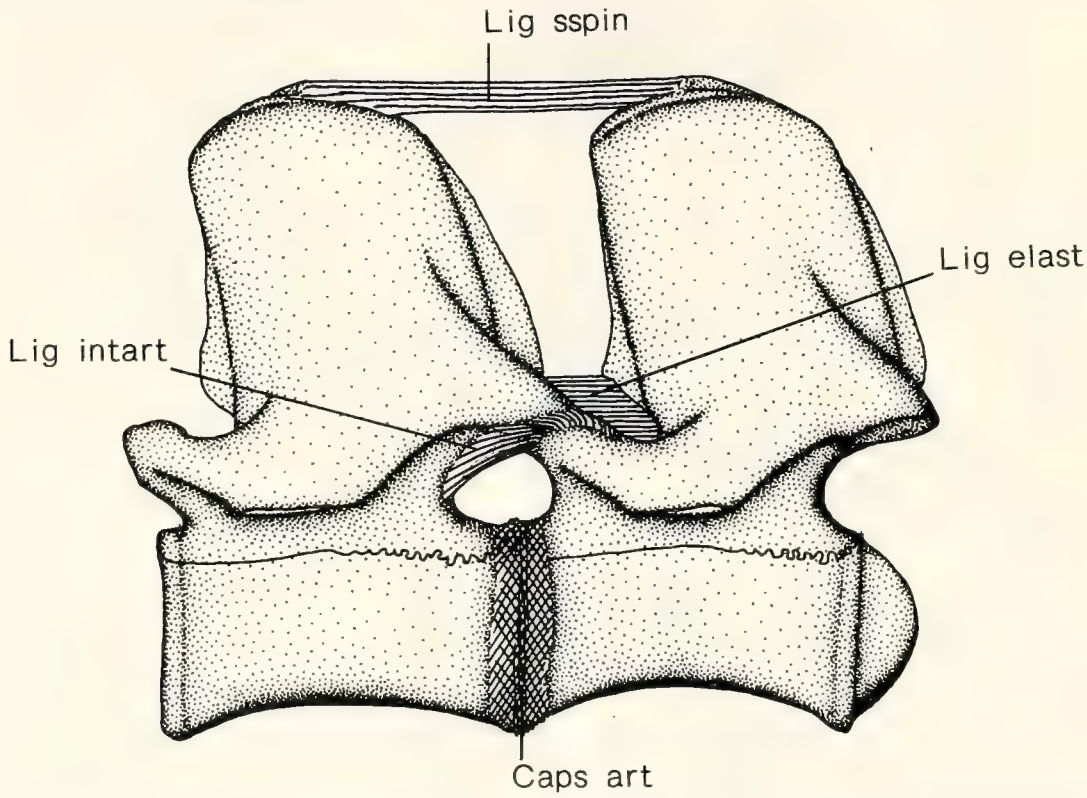


Abb. 16. *Alligator mississippiensis*; intervertebrale Ligamente zwischen den Thoracalwirbeln XII und XIII von links gesehen (Lateralansicht). Man beachte den geringen Querschnitt des Ligamentum supraspinale und des Ligamentum elasticum interlaminare. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Das Ligamentum supraspinale beginnt auf der Dorsalfläche des Proatlas und verbindet die Apices der Dornfortsätze miteinander. Ab C III ist das Ligament als dünner Strang ausgebildet, der im Bereich der Dornfortsätze sesamoidale Ossifikationen enthalten kann (Abb. 14, 16, 17). Ab Th IV verwächst das Ligamentum supraspinale mit der Sagittalnaht der beiden parasagittalen Osteodermenreihen des Dorsum. Auch im basalen Schwanzbereich bleibt die Verbindung des Ligaments zur Haut bestehen. Ab Ca XVI gehen die Ligamente in die supraspinale Bindegewebsleiste ein.

4.2. Rippen- und Hämalbogen-Ligamente (Abb. 14-15, 17)

Capitulum und Tuberculum der Halsrippen und der ersten drei Thoracalrippen sind über eine Synarthrose mit den Processus transversi und den Diapophysen verbunden. Die Synarthrosis ist durch straffe Bindegewebsfasern, deren Gesamtheit eine kapselartige Struktur bildet, gesichert (Abb. 14, 15). Am cranialen Rande des Tuberculum inseriert das Ligamentum articulotuberculare, das auf dem cranialen Rand des Arcus neuralis seinen Ursprung nimmt. Das Capitulum hingegen dient als Insertionsstelle für das Ligamentum discocapitulare.

Die Articulationen der Halsrippen I bis VIII sind durch Ligamenta intercostales gesichert (Abb. 14, 15). Es handelt sich um kurze Bindegewebsfasern, die den Gelenkspalt zwischen zwei Rippen schließen. Die drei cranialen Halsrippen bilden dadurch, daß sich die Atlasrippe bis zum caudalen Ende der dritten Halsrippe erstreckt, eine Einheit.

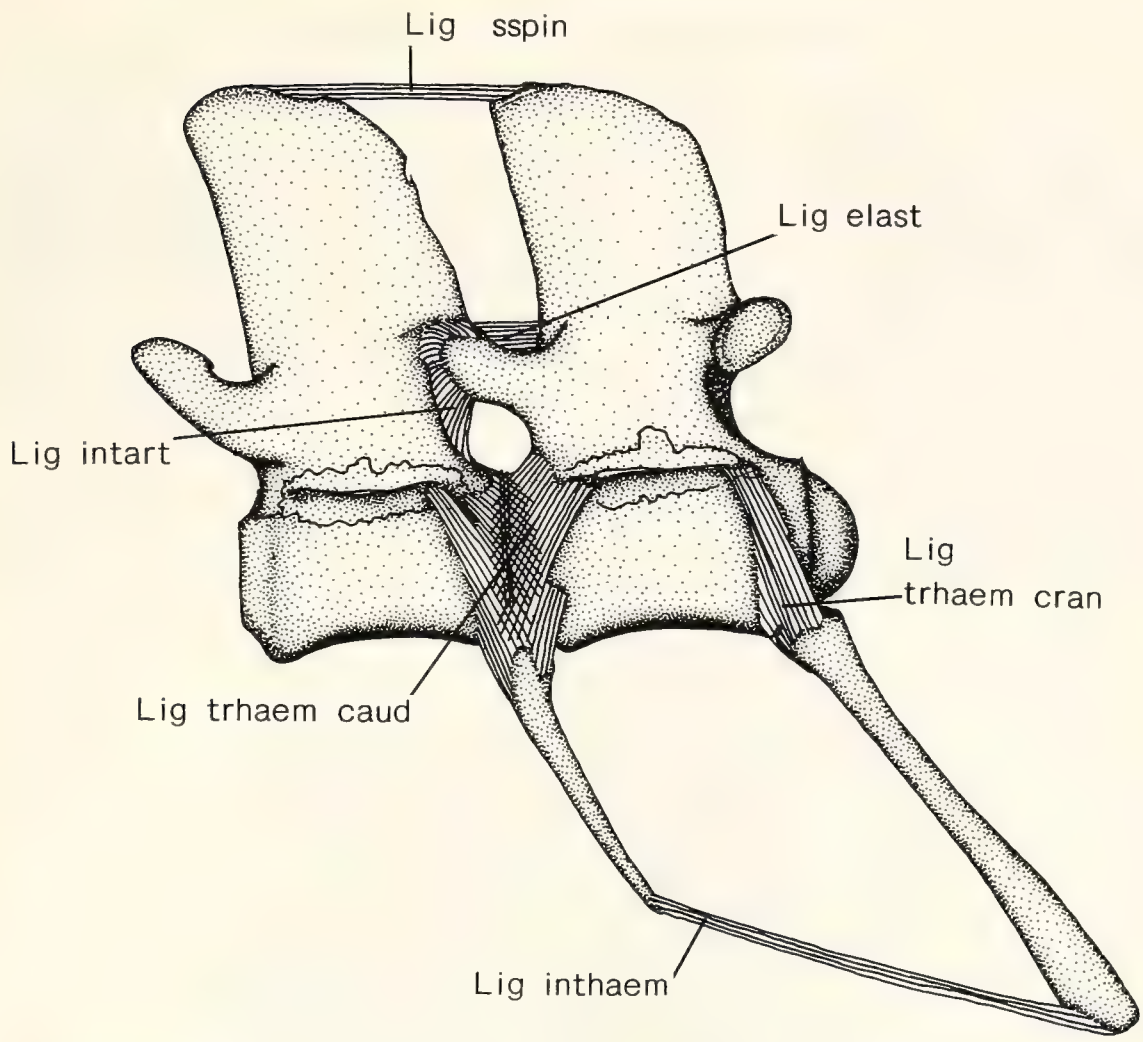


Abb. 17. *Alligator mississippiensis*; intervertebrale Ligamente zwischen den Schwanzwirbeln II und III in Lateralansicht (von links). Man beachte das schwache Ligamentum supraspinale und das ebenfalls schwache Ligamentum elasticum interlaminare, ebenso die ligamentöse Verbindung von den Processus transversi zur Hämalbogenbasis. Die Hämalbögen sind untereinander durch das Ligamentum interhaemale verbunden. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Ab Th IV sind die Rippengelenke durch sehr schwache Capsulae articulares eingefaßt. Ligamente zwischen Rippen und Sternum fehlen (vgl. Abb. 9).

Die synchondrotisch zwischen den Corpora der Schwanzwirbel gelenkenden Arcus haemales sind durch starke Bänder gesichert (Abb. 17): Das Ligamentum transversohaemale craniale zieht an die anteriore Kante des Arcus haemalis, das Ligamentum transversohaemale caudale an die posteriore. Einige Fasern der beiden Bänder kreuzen sich über dem Discus intervertebralis und beteiligen sich an der Bildung der Capsula. Ab Ca XVI, wo die Processus transversi fehlen, entspringen die Ligamente in der Concavitas lateralis.

Die Processus haemales sind untereinander durch das Ligamentum interhaemale verbunden, das vom Apex eines Processus haemalis zum anderen zieht (Abb. 17). Es ist zwischen die beiden Lagen des Septum verticale eingebettet, das zwischen den Hämalbögen aufgespannt ist und, über die Hämalbogenspitzen hinausragend, auf der Sagittallinie der ventralen Schwanzhaut angeheftet ist.

Iliosacralbänder konnten ebensowenig nachgewiesen werden wie costosternale Ligamente.

5. Skelett der Dermis und seine Ligamente

5.1. Makroskopischer Bau der Haut (Abb. 18-21)

Bei *Alligator mississippiensis* treten Osteoderme überwiegend in den dorsalen Hautpartien von Hals und Rumpf auf (Abb. 18-20). Die Nuchalosteoderme sind von den dorsalen Thoracalosteodermen deutlich abgesetzt und durch zwei tiefe Hautfalten voneinander getrennt (Abb. 18). Die Bezeichnung der Osteodermen-Querreihen (= Wirtel, transverse rows) erfolgt nach der Zählmethode von ROSS & MAYER (1983). Entsprechend dieser Methode werden alle Osteodermen-Querreihen anterior der dem Ca I zugeordneten als Praecaudalia (PC) bezeichnet. Sie werden von caudal nach cranial durchnumeriert. PC 1 entspräche also dem Wirtel des zweiten Sacralwirbels. Der dem Ca I zugeordnete Wirtel und alle folgenden werden Caudalia (CW) genannt und in caudaler Richtung durchnumeriert.

Das nuchale Osteodermenfeld (Abb. 18) enthält zwei Paar sehr großer Osteoderme (PC 20 und 21), die je einen prominenten Kiel tragen. Das anteriore, kleinere Osteodermenpaar reicht vom cranialen Rand des vierten Halswirbels fast zum cranialen Rand des fünften, übergreift also ein Wirbelsäulensegment. Das posteriore Paar dagegen

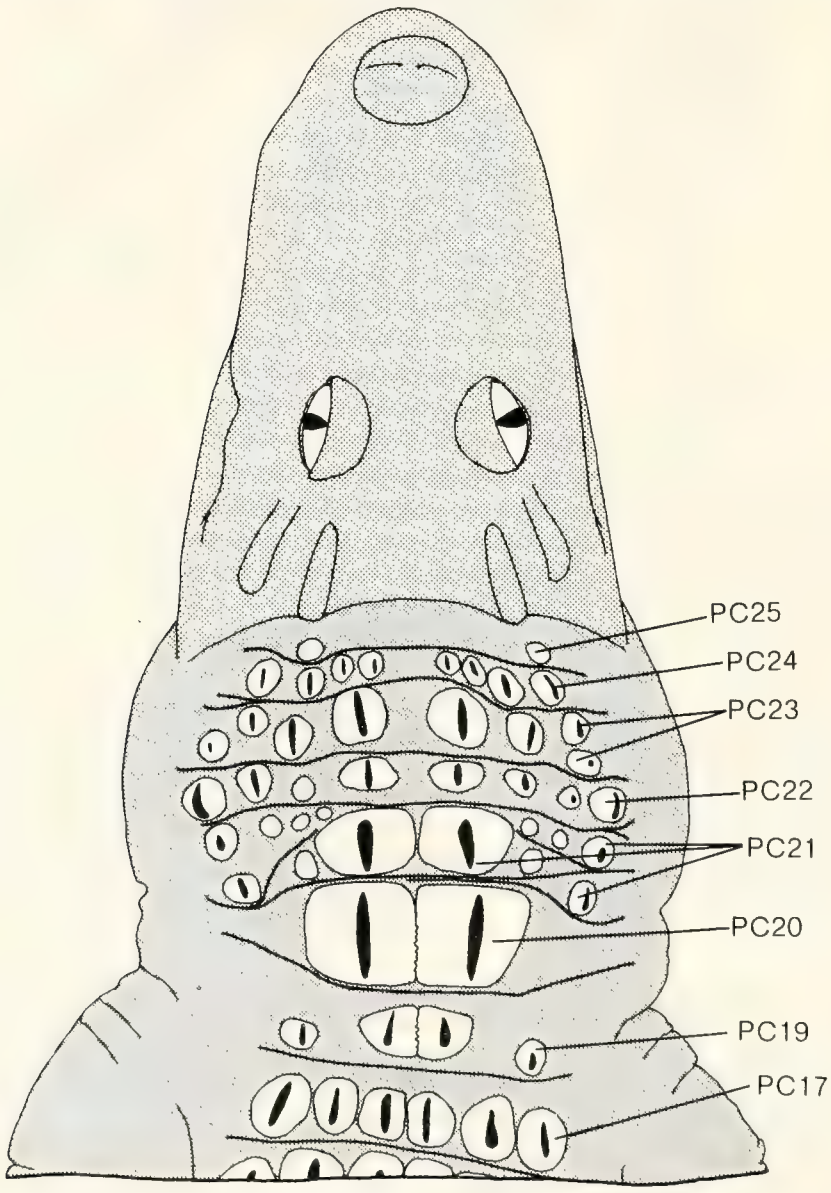


Abb. 18. *Alligator mississippiensis*; Schema der Osteoderme des Nackens (weiß) von dorsal; die Kiele sind schwarz eingezeichnet. PC 17 ist der am weitesten cranial gelegene Thoracalwirtel. Man beachte die Separation der Nuchalwirtel durch Hautfalten (Plicae). Nur die beiden parasagitalen Osteodermen der Wirtel PC 19 und PC 20 des nuchalen Feldes sind über Suturae serratae miteinander verbunden. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

überspannt zwei Wirbelsäulensegmente. Es reicht vom Processus spinosus des fünften Cervicalwirbels zu dem des siebten. Die Osteoderme liegen mit ihrer bogenförmig gewölbten Facies interna, die mit straffem Bindegewebe überzogen ist, der Halsfascie auf (vgl. Kapitel 6.2.). Cranial dieses aus vier Platten bestehenden Nuchalschildes, der bei allen Individuen von *Alligator mississippiensis* vorhanden ist, treten im Cervicalbereich eine Anzahl kleinerer rundlicher oder ovaler Osteoderme auf, die einer großen Variabilität unterliegen (ROSS & MAYER 1983).

Beim untersuchten Individuum befinden sich cranial des Nuchalschildes vier Osteodermenwirtel (Abb. 18). Die am weitesten cranial liegende Querreihe (PC 25) besteht aus zwei kleinen runden, ungekielten Osteodermen, die weit lateral stehen. Die folgende Querreihe (PC 24) besteht aus acht kleinen gekielten Osteodermen. PC 23 besteht ebenfalls aus acht symmetrisch angeordneten Osteodermen, die alle gekielt sind.

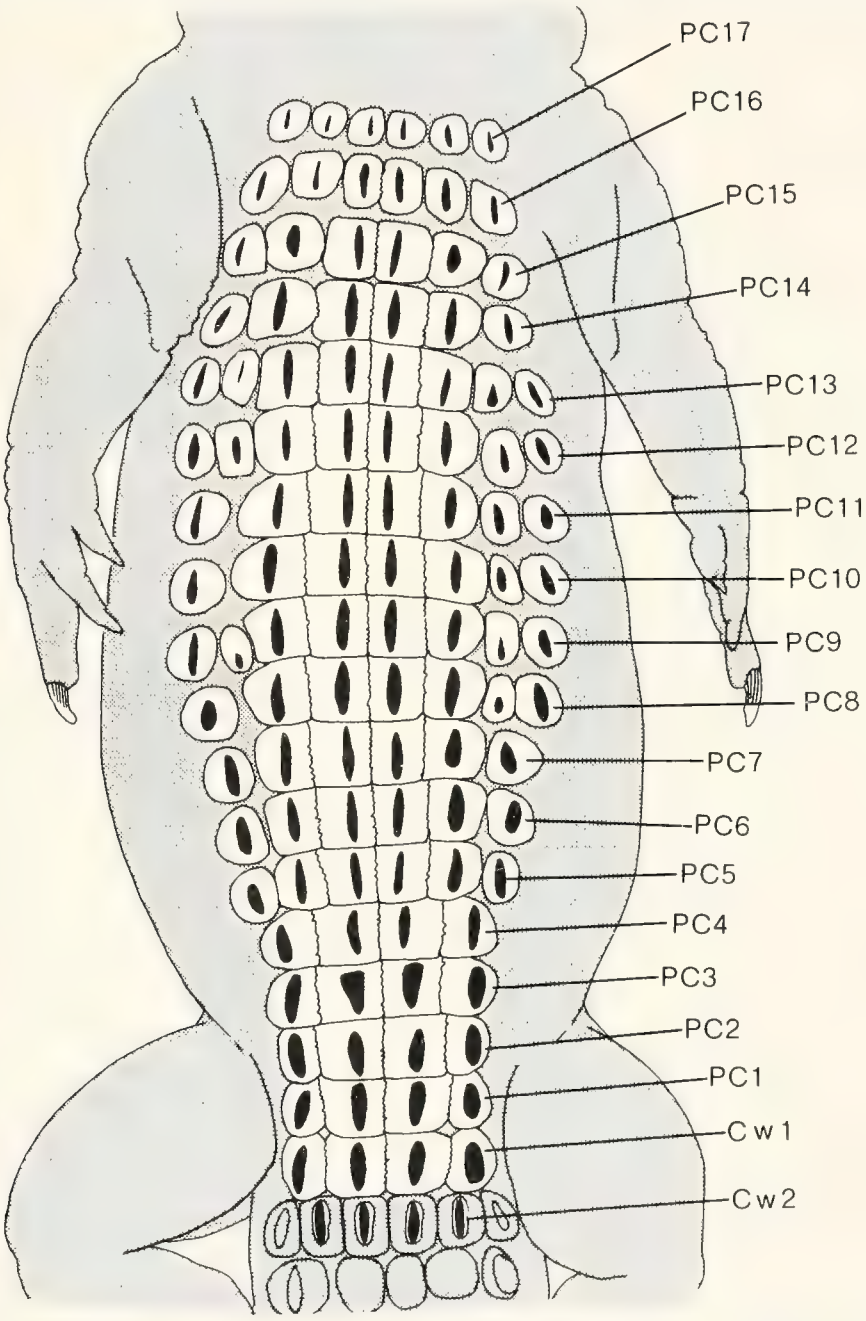


Abb. 19. *Alligator mississippiensis*; Schema der Osteoderme in Dorsum, Sacrum und Schwanzwurzel von dorsal. Die Osteoderme sind weiß, ihre Kiele schwarz gezeichnet. Man beachte, daß die drei cranialen Wirtel (PC 17 - PC 15) voneinander getrennt sind. Von PC 14 bis PC 1 überlagern sich die Osteoderme der vier medianen Längsreihen dachziegelartig. Die longitudinalen Nähte dieser Schuppen sind als Suturae serratae ausgebildet. Alle Osteoderme lateral dieser Längsreihen sind locker assoziiert und treten oft asymmetrisch auf (PC 10, 9, 7). In Wirtel CW 2 sind nur noch die Kiele der Osteodermen enthalten, in den folgenden Wirteln fehlen sie ganz. Obere Bildkante ist cranial. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die beiden parasagittal gelegenen sind die größten. Auch PC 22 enthält acht Osteoderme. Die parasagittalen sind jedoch nur geringfügig größer als die Übrigen und queroval. Lateral der großen PC 21-Osteoderme befindet sich jederseits eine Ansammlung von fünf oder sechs kleinen Schildchen, von denen nur die beiden distalen Kiele tragen. Posterior des Nuchalschildes folgt noch eine cervicale Querreihe (PC 19), die durch eine tiefe Hautfalte von den vier großen Schildern abgesetzt ist (Abb. 18). Sie setzt sich zusammen aus zwei großen, in der Sagittallinie zusammenstoßenden Osteodermen, die von dorsal gesehen abgerundet dreieckig erscheinen. Je ein kleines rundes Osteoderm befindet sich abgesetzt lateral dieses Komplexes. PC 18 fehlt am untersuchten Tier, was nach ROSS & MAYER (1983) in den Grenzen der Variabilität des Nuchalschildes von *Alligator mississippiensis* liegt. Eine zweite tiefe Hautfalte posterior der PC 19-Reihe grenzt das cervicale Osteodermenfeld gegen das thoracale ab (Abb. 18).

Alle Osteoderme der Rückenhaut tragen Kiele und sind in dicht geschlossenen Wirteln angeordnet (Abb. 19). Zumindest die vier medialen Osteoderme stehen in Längsreihen hintereinander. Die Osteoderme der beiden parasagittalen Längsreihen stoßen in der Sagittallinie sutural aneinander (Sutura serrata; SCHMIDT 1914). An ihren anteromedialen Ecken sind sie mit straffem Bindegewebe an den Spitzen der Processus spinosi festgewachsen. Mit ihrem lateralen Rand stoßen die Osteoderme in dichtem Schluß an die der zweiten Längsreihe. Auch hier treten Suturae serratae auf.

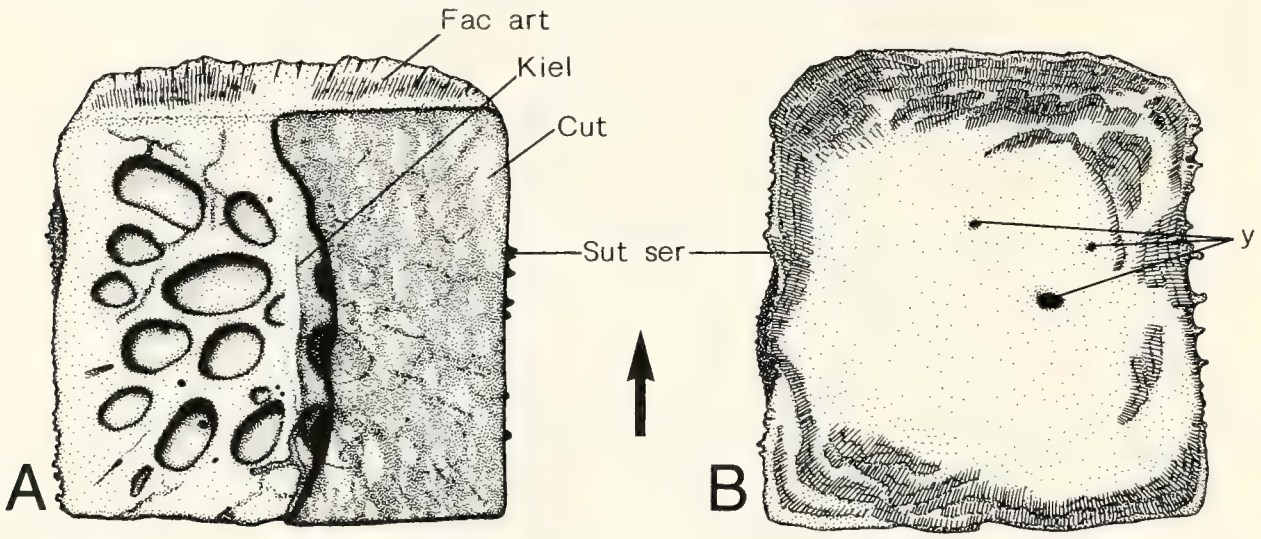


Abb. 20. *Alligator mississippiensis*; Osteoderme der parasagittalen Längsreihe. A: Osteoderm der rechten Körperseite von dorsal gesehen; Teile der Cuticula und der Schuppentasche wurden abpräpariert, um die grubige Skulptur des Osteoderms darzustellen. Man beachte die skulpturlose Gelenkfläche am cranialen Rande des Osteoderms. B: Osteoderm der linken Körperseite von ventral gesehen; man beachte die großen Gefäßpforten (y) und die konzentrisch angeordneten Insertionsstellen für Verankerungsfasern. Der Pfeil weist nach cranial. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Während die Osteoderme der parasagittalen Längsreihe mehr oder weniger rechteckig sind, weisen diejenigen der Längsreihe lateral davon konvexe Seitenkanten auf. Sie sind von den Osteodermen der dritten Längsreihe durch Bindegewebsbrücken deutlich abgesetzt. Alle Osteoderme lateral der medianen vier Längsreihen sind im Querschnitt oval und deutlich voneinander getrennt. Sehr breite, aus bis zu acht Osteodermen bestehende Wirtel treten besonders im mittleren Rumpfbereich auf, sind aber oft nicht symmetrisch (Abb. 19; vgl. ROSS & MAYER 1983). Nur die vier medianen Osteoderme der Rückenwirtel überlagern sich dachziegelartig, wobei das anteriore Ende eines Osteoderms unter das posteriore des davorstehenden zu liegen kommt. Jede Schuppe besitzt also zwei Gelenkflächen: Die Facies articularis anterior ist als von der grubig skulpturierten Osteodermen-Oberfläche abgesetzter, skulpturfreier Saum zu erkennen (Abb. 20A, 21), während die auf der Osteodermen-Unterseite liegende Facies articularis posterior nur durch einen schwachen, oft kaum erkennbaren Wulst gegen die restliche Osteodermen-Unterfläche abgegrenzt ist. Das interosteodermale Gelenk ist biplan (Abb. 22A). Der Gelenkspalt ist mit Lagen aus kreuzweise verlaufenden, festen Bindegewebsfasern verfüllt, die im Bereich der vier medianen Osteodermen-Längsreihen inferior in ein breites Ligament übergehen, das, den Gelenkspalt bedeckend, transversal von der Spitze eines Processus spinosus aus nach lateral zieht und den lateralen Rand der zweiten

Schuppenlängsreihe erreicht (Abb. 21, 22A). Dort nimmt es mit der Fascia lumbodorsalis Kontakt auf (vgl. Kapitel 6.7.3.). Dieses Ligament nenne ich wegen seines transversalen Verlaufes "Gürtelligament" (Ligamentum cingulatum). An diesen Gürtelligamenten und auf den mit straffem Bindegewebe bedeckten Facies internae der Osteoderme der vier medianen Längsreihen entspringen die epaxialen Muskelsysteme (vgl. Kapitel 6.7.). Das am weitesten cranial gelegene Gürtelligament verbindet PC 16 mit PC 15.

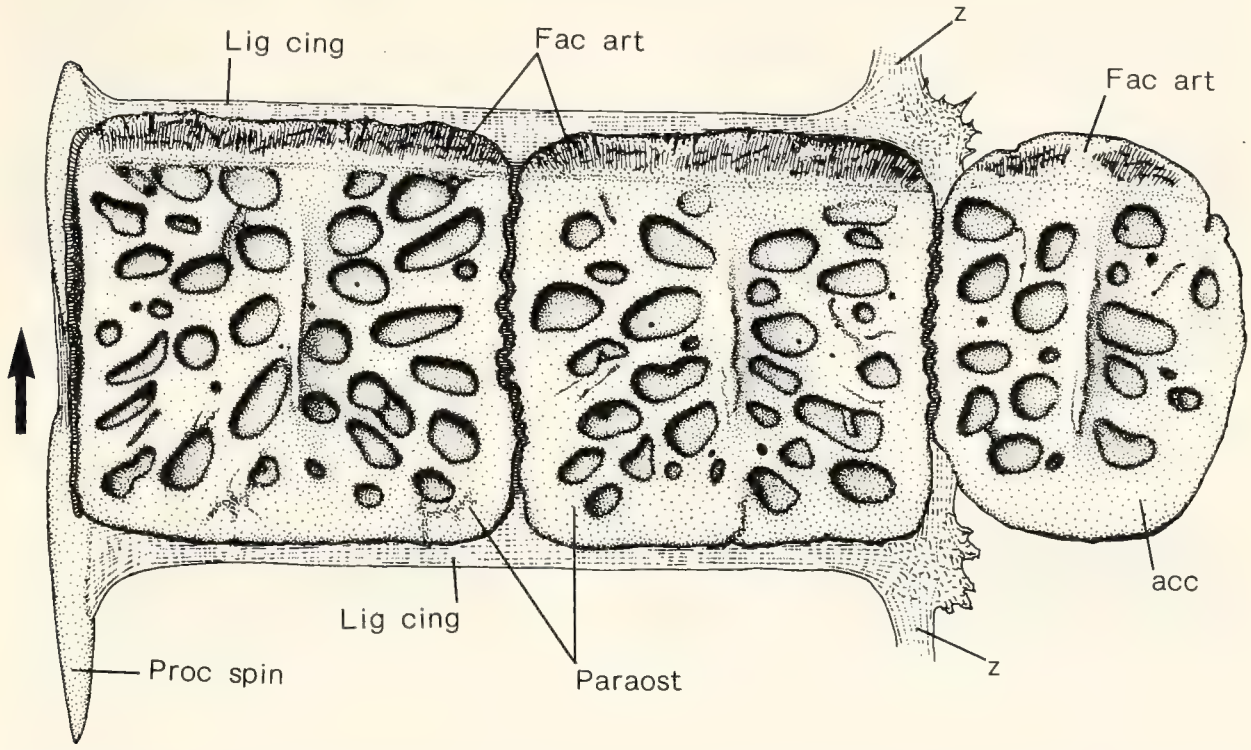


Abb. 21. *Alligator mississippiensis*; rechte Hälfte einer Osteodermen-Querreihe aus dem Rumpfbereich von dorsal gesehen. Man beachte die intervertebrale Stellung des medianen Osteodermen, sowie die Positition der beiden parasagittal gelegenen Osteoderme zu den Gürtelligamenten. Die oberen Hautschichten und die interosteodermalen Ligamente wurden entfernt, um die Lage der Gürtelligamente zeigen zu können (z = laterales Grenzseptum des M. longissimus). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Da sich die vier medianen Osteodermen-Längsreihen durch die innige Verbindung der Osteoderme eines jeden Wirtels miteinander als auch durch ihren engen Kontakt zur darunterliegenden Muskulatur als morphologische Einheit darstellen, die für die Diskussion um die Biomechanik des Rumpfes von großer Bedeutung ist, bezeichne ich diesen Teil des Rückenpanzers als "Paravertebralschild" (Carapax paravertebralis). In diesen Begriff beziehe ich den interosteodermalen Bandapparat mit ein.

CW1 und CW2 sind die einzigen caudalen Wirtel, die Osteoderme enthalten. (Abb. 19). Von den Osteodermen von CW2 sind nur noch die Kiele übrig. Die vier stäbchenförmigen Dermalossifikationen sind daher weit voneinander abgerückt. Gelenkflächen fehlen deshalb. Die Kiele der folgenden Caudalwirtel sind mit dicht gepacktem Bindegewebe versteift. Sie überlappen einander nicht dachziegelartig, sondern sind durch tiefe Gelenkfalten (Plicae) voneinander abgesetzt (Abb. 22C). Die caudalen Gürtelligamente befinden sich auf der Innenfläche dieser Falten.

5.2. Feinbau der Dorsalhaut und der Osteoderme (nach SCHMIDT 1914; Abb. 22)

SCHMIDT untersuchte mit dem Lichtmikroskop Dünnschnitte durch die die Osteoderme von *Crocodylus niloticus*, *Crocodylus porosus* und *Caiman sclerops* (= *crocodilus*). Die Osteoderme liegen in der obersten Schicht des Corium. Die Gruben und Narben auf ihrer Oberfläche sind mit Bindegewebe verfüllt, welches das gesamte Osteoderm als feste, aber

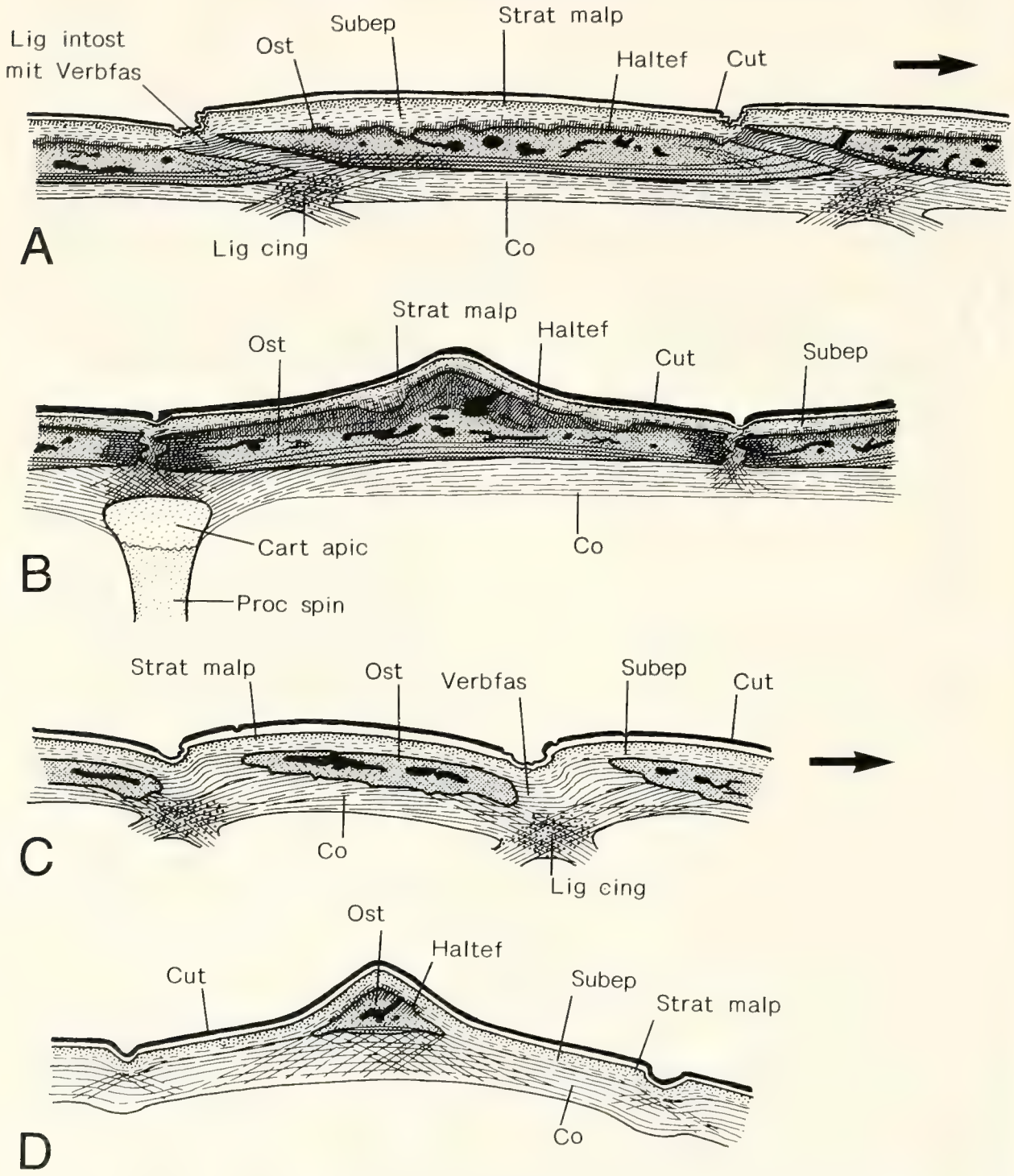


Abb. 22. *Caiman crocodilus*; Längsschnitt durch ein Osteodermen-Gelenk im Thorax (A) und in der Schwanzwurzel (C), Querschnitt durch ein parasagittales Osteoderm aus dem Thorax (B) und der Schwanzwurzel (D) verändert nach SCHMIDT 1914 (die Gürtelligamente wurden ergänzt). Man beachte die bindegewebige Fixierung der Osteoderme in der Schuppentasche, die starken interosteodermalen Bandapparate und die lamelläre Basalplatte. Im Schwanzbereich sind die Osteoderme auf die Kiele der bindegewebigen Schuppen beschränkt. Man beachte außerdem die Position des Gürtelligaments unter dem Gelenkspalt. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

locker aufliegende Hülle umgibt (Schuppentasche; Abb. 22). Eine Schar von Haltefasern entspringt aus dieser Schuppentasche und ist senkrecht zur Oberfläche des Osteodermen ausgerichtet. Die Fasern lassen sich in den Knochen weiterverfolgen (Abb. 22). Der Knochen selbst ist stark vaskularisiert (SEIDEL 1979).

Das Corium steht über Collagenfaserschichten, die in derselben Ebene wie die Osteoderme in sich überkreuzenden Schichten verlaufen, mit der Schuppentasche in Verbindung. Aus diesen horizontalen Schichten entstehen die longitudinal verlaufenden Verbindungsfasern zwischen den Osteodermen-Wirteln, die sich als starke, parallele Stränge von der Matrix der interosteodermalen Membran abheben (Abb. 22A, C). Eigene mikroskopische Studien ergaben, daß diese von SCHMIDT (1914) als "Verbindungsfasern" bezeichneten Strukturen keine homogenen Fasern sind. Der interosteodermale Bandapparat enthält Faserschichten, die parallel zu den SCHMIDT'schen "Verbindungsfasern" verlaufen, und andere Faserbündel senkrecht dazu. Zwischen den sich kreuzenden Faserbündeln finden sich eigenartige Körper, deren Feinstruktur im Dickschnitt nicht zu erkennen ist. Eine ausführliche mikroskopische Untersuchung dieses interosteodermalen Bandapparates ist in Vorbereitung.

6. Muskelanatomie des Körperstammes

6.1. Halsmuskulatur

6.1.1. Musculus transversospinalis capitis (Abb. 23-25, 38-39, 47)

Synonyme: Complexus cervicis (BUTTMANN 1826); M. biventer cervicis (TIEDEMANN 1817, RATHKE 1866, HAIR 1868); M. occipito cervicalis medialis (HOFFMANN 1890); M. transverso-spinalis capitis (VALLOIS 1922).

Ursprung: Supraoccipitale, Medialteil der Squamosumhinterfläche.

Ansatz: Apices der Dornfortsätze der C I bis IX und des Th I, M. longissimus dorsi, Fascia dorsalis des M. transversospinalis cervicis (II/III).

Gliederung: Pars medialis, Pars lateralis.

Besonderheiten: drei superficielle Myosepten.

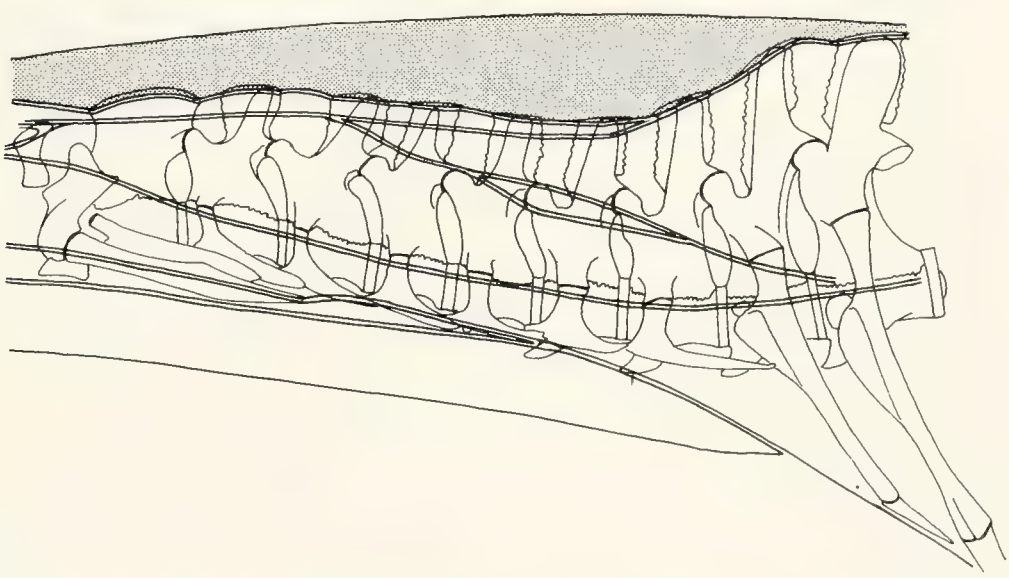


Abb. 23. *Alligator mississippiensis*; Insertionsflächen des M. transversospinalis capitis auf der Halswirbelsäule und seine Ausdehnung nach dorsal (punktiert). Ansicht von links.

Der Muskel entspringt mit sehnigen und fleischigen Elementen auf dem Supraoccipitale und dem medialen Teil der Hinterfläche des Squamosum (Abb. 24). Die mächtigste Ursprungssehne ist auf der Dorsalfläche des Muskels als flache dreieckige Sehnenplatte zu erkennen (Abb. 25A). Von deren Seitenkanten und der Ventralfläche der Sehne entspringt die Hauptmasse der Faserbündel des Muskels in einem divergierenden Fächer. Die Faserzüge des medialen und ventralen Anteiles des Muskelkopfes entspringen direkt am

Knochen. Diejenigen, die am Supraoccipitale ihren Ursprung nehmen, lassen sich superficiell als separate Muskelportion darstellen (Pars medialis; Abb. 25A, C). Ihre tiefen Fasern verbinden sich mit der Pars lateralis; die superficiellen Fasern zeigen jedoch einen deutlich anderen Verlauf: Sie fallen in einem Winkel von ca. 10° in die Sagittallinie ein, während die benachbarten Fasern der Pars lateralis parallel zur Sagittallinie nach caudal ziehen. Die Pars medialis endet bei C V in einem dünnen Faserbündel, das an der Dornfortsatzspitze gemeinsam mit einigen Fasern und einer schlanken Sehne der Pars lateralis inseriert (Abb. 25C).

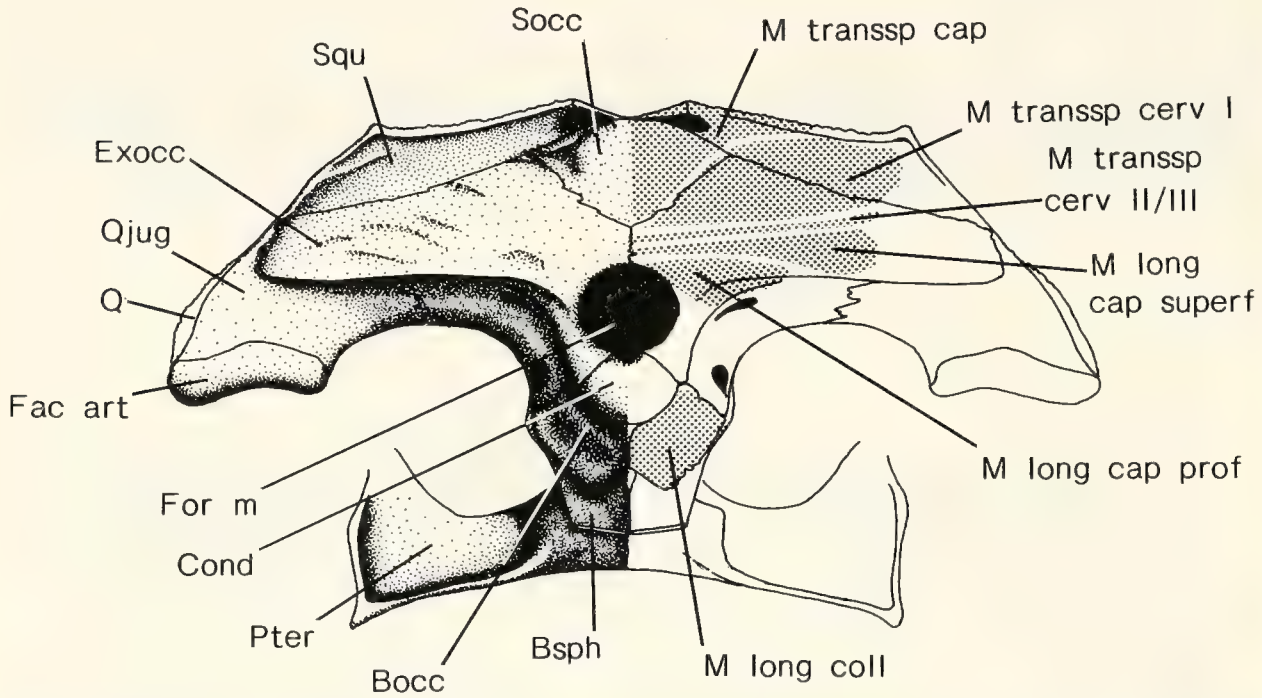


Abb. 24. *Alligator mississippiensis*; Occiput, gezeichnet nach dem Cranium des Stückes GPIT (ohne Nr.); auf der linken Hälfte sind die Schädelknochen dargestellt, auf der rechten die Ursprünge der Halsmuskeln und ihr Bezug zu den einzelnen Knochen. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Pars lateralis ist durch Myosepten unvollständig in vier serial hintereinanderliegende Teile gegliedert (Abb. 25A). Dorsal sind die transversal laufenden Myosepten mit der Fascie des M. transversospinalis capitis verwachsen. Vom lateralen Rande des M. transversospinalis capitis sind die Inscriptiones der Myosepten bis kurz vor die mediale Kante des Muskels zu verfolgen, wo sie sich verlieren. Die Septierung betrifft somit nicht die medialen Faserbündel der Pars lateralis. Auch die Ventralfläche des Muskels wird nicht von allen Myosepten erreicht (Abb. 25C). Trotz unterschiedlicher Gestalt der Myosepten auf der dorsalen Oberfläche des Muskels ähneln sie doch alle einer quer zur Längsachse des Körpers orientierten, unregelmäßigen Welle (Abb. 25A). Das am weitesten cranial, in Höhe der Axis-Hinterkante, gelegene Myoseptum beginnt mit einer flachen, posterior gerichteten Welle auf der lateralen Kante des Muskels. Im weiteren Verlaufe des Myoseptum nach medial folgt eine Richtungsumkehr nach anterior, dann eine weitere nach posterior. Die Auslenkung übersteigt bis dahin die halbe Axislänge nicht. Von dieser Richtungsumkehr aus läuft das Myoseptum über vier Fünftel der Axislänge nach anteromedial und endet vor dem unseptierten medianen Längszug der Pars lateralis. Vom Ursprung bis zur am weitesten caudal gelegenen Kante des ersten Myoseptum überspannen die Fasern des Myomer Proatlas, Atlas und Axis.

Die laterale Partie der Inscription des zweiten Myoseptum entspricht von der Gestalt her der des ersten. Die Auslenkung des zweiten, posterior gerichteten Bogens ist etwas größer. Medial ist ein zweiter, anterior gerichteter Bogen ausgeprägt.

Die Bauchungen der dritten Inscription sind am stärksten ausgeprägt. Der posterior gerichtete Bogen auf der Dorsalfläche des Muskels ist sehr breit ausgebuchtet, und sein medialer Schenkel zieht weit nach anterior, wo er sich in Höhe des zweiten Myoseptum im medialen Teil der Pars lateralis verliert. In diesem Bereich bildet das dritte Myoseptum das laterale Grenzseptum zur Pars medialis, deren Fasern medial der Fasern des vierten Myomer zum Ansatz an den Processus spinosi ziehen.

Die drei Myosepten durchsetzen die Pars lateralis auch in dorsoventraler Richtung nicht vollständig. Vielmehr ist die Ventralfläche des Muskels durch lange, vom Ursprung zu den Ansätzen durchlaufende Faserbündel gekennzeichnet (Abb. 25C). Lediglich einige laterale Faserbündel auf der Ventralfläche der Pars medialis nehmen ihren Ursprung proximal auf der Unterseite der Pars lateralis.

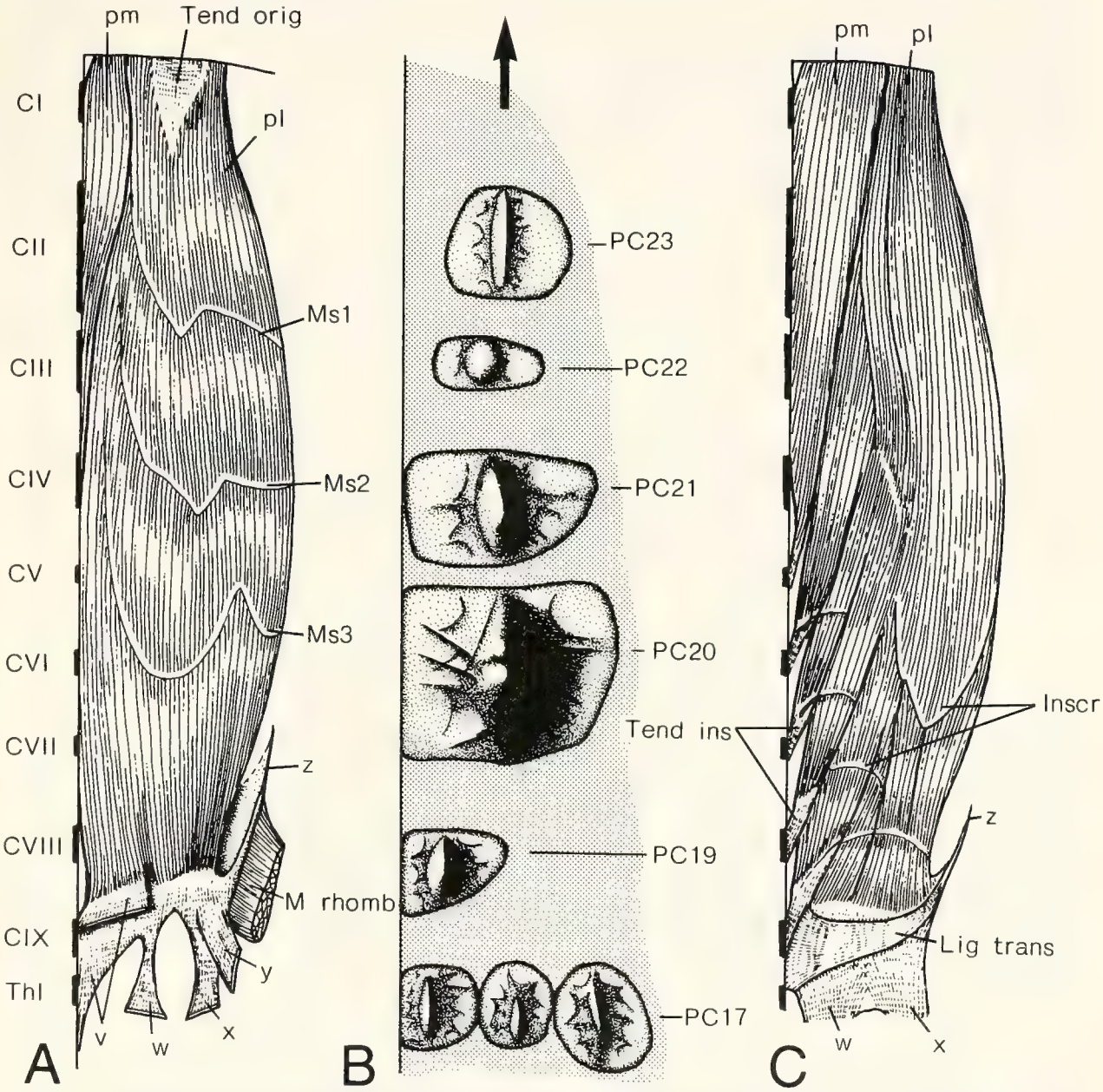


Abb. 25. *Alligator mississippiensis*; rechter M. transversospinalis capitis von dorsal (A) und linker von ventral (C) sowie der Bezug der Dorsalseite des Muskels zu den nuchalen Osteodermen (B); man beachte seine superficielle Gliederung durch Myosepten (A) und den komplexen Bau seiner Ventralseite. Die Insertionssehnen treten aus einzelnen Muskelfiedern aus. Die caudalen Aponeurosen stehen wie folgt in Verbindung mit der epaxialen Muskulatur: u = Verbindung zur Fascia lumbodorsalis; v, w, x, y = Verbindung zur epaxialen Thoraxmuskulatur (näheres siehe Text); z = Verbindung zum M. transversospinalis cervicis (Teil II). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Der keilförmige Querschnitt des M. transversospinalis capitis in Höhe des C V (Abb. 38) offenbart neben medialen und lateralen Längsfasern zwei unvollständige Kegelsysteme: das eine im Muskelzentrum, das andere proximal davon. Die beiden Kegelsysteme stehen topographisch mit dem zweiten posterior und dem zweiten anterior gerichteten Bogen der Myosepten 1 bis 3 in Beziehung. Das proximale System ragt weit nach medial zwischen die unseptierten Faserbündel vor. Der M. transversospinalis capitis hat in diesem Bereich seinen größten Umfang.

Erst das Abpräparieren der Myomer-Fasern läßt den Bau der Myosepten erkennen. Die posterior gerichteten Bögen der drei Inscriptiones entsprechen den superficiellen Rändern

eines Myoseptenkegels, dessen Spitze unter der Vorderkante des folgenden endet.

Der Ansatz des M. transversospinalis capitis ist komplex (Abb. 23, 25A, C, 39, 47). Caudomedial inserieren die superficiellen Faserbündel an einer sehr derben Hüllfascie, die die Ursprünge der epaxialen Thoracalmuskulatur im gesamten Schulterbereich bedeckt und in der Sagittallinie sowohl mit der Nackenhaut als auch mit den Apices der Processus spinosi verwachsen ist. Unter dem anterioren Rand dieser Hüllfascie, die das posteriore Ende des M. transversospinalis capitis deutlich überlagert, sind die profunden Muskelfasern an einer Flächensehne befestigt und durch kleine Fettansammlungen von der Hüllfascie getrennt. Die Flächensehne gabelt sich caudal in zwei distinkte Köpfe, von denen der mediale an den Dornfortsatzspitzen des C IX und des Th I inseriert (Abb. 25A, C). In die Gabel zwischen den Sehnenköpfen ragt der Ursprung des M. tendinoarticularis dorsi (Abb. 47). Der laterale Kopf bleibt flächig und biegt nach caudolateral aus, wo er in die mediale Wand des ersten Kegels des M. longissimus dorsi übergeht (Abb. 47). Dieser laterale Sehnenast ist von lateralen Fasern der Pars lateralis unterlagert, deren tiefste auf der derben Dorsalfascie des M. transversospinalis cervicis (Pars II) inserieren (vgl. Kapitel 6.1.2.). Die divergierenden caudalen Enden der Faserbündel werden durch ein schmales, transversal über die Ventralfläche des Muskelansatzes laufendes Ligament zusammengehalten, das vom ventralen Rand des medialen Sehnenastes entspringt (Abb. 25C).

An der Halswirbelsäule beschränken sich die Insertionen des M. transversospinalis capitis auf die Spitzen der Dornfortsätze (Abb. 23). Ventromediad gerichtete Faserbündel, die sich in langen, schmalen Kegeln aus der Pars lateralis des M. transversospinalis capitis lösen, laufen im spitzen Winkel caudomediad auf die Dornfortsätze zu und inserieren dort mit einer lateral abgeplatteten Sehne. Von der ventralen Parasagittallinie der lateralen Portion ziehen die Muskelfasern nach caudomedial, wo sie an den Knorpelkappen der Dornfortsätze der C I bis V inserieren.

6.1.2. Musculus transversospinalis cervicis (Pars I) (Abb. 23, 26-27, 38-39)

Synonyme: Trachleo-mastoideus (BUTTMANN 1826); Kopfbauchmuskel (Splenius) oder durchflochtener Muskel (Complexus) (MECKEL 1828); M. complexus (CUVIER 1835, RATHKE 1866); M. squamoso-cervicalis medialis (HOFFMANN 1890); M. transverso-spinalis cervicis (partim) einschließlich Mm. interneurales cervicis und Mm. suboccipitales (VALLOIS 1922).

Ursprung: Lateraler Teil des Supraoccipitale, ventromedialer Teil der Hinterfläche des Squamosum, dorsomedialer Teil des Exoccipitale.

Ansatz: Spitzen der Processus spinosi der C I bis IX ventral der M. transversospinalis capitis-Ansätze und der entsprechenden Teile des Septum interspinale.

Gliederung: Pars dorsalis, Pars ventralis.

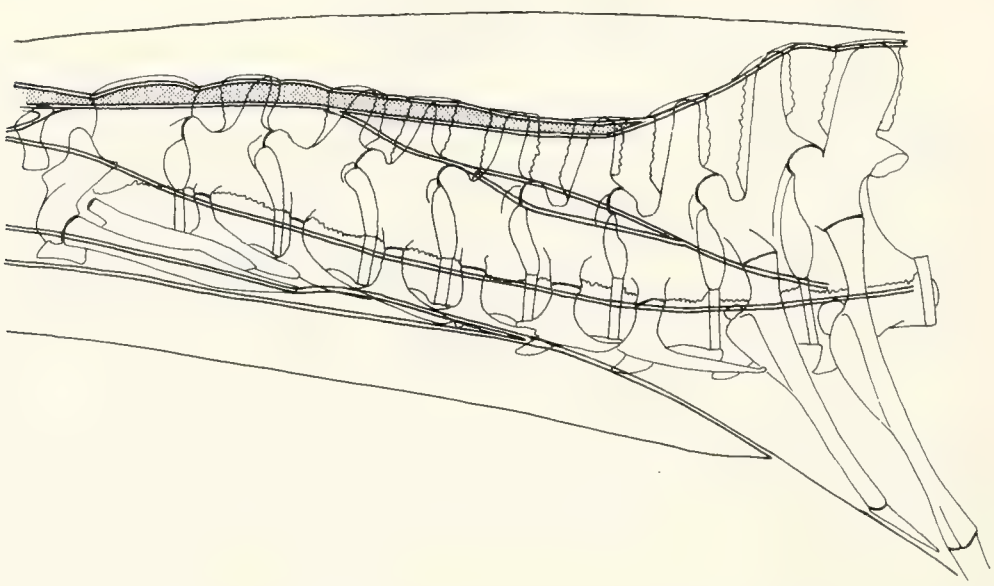


Abb. 26. Alligator mississippiensis; Insertionsflächen des M. transversospinalis cervicis (Pars I) auf der Halswirbelsäule (punktiert). Ansicht von links.

Unmittelbar ventral des M. transversospinalis capitis entspringt der M. transversospinalis cervicis (Pars I). Er ist posterior etwas schmaler als der M. transversospinalis capitis und enthält keine Myosepten. Der M. transversospinalis cervicis (Pars I) spaltet sich bereits an seinem sehr breiten Ursprung in zwei leicht voneinander trennbare Portionen, die übereinander angeordnet sind: die Pars dorsalis und die Pars ventralis.

Vollständig fleischig entspringt die Pars dorsalis. Die Ursprungsfläche umfaßt den lateralen Teil der Hinterfläche des Supraoccipitale, den ventromedialen Teil der Hinterfläche des Squamosum und den dorsomedialen Teil der Hinterfläche des Exoccipitale. Die Fasern der Pars dorsalis ziehen parallel zueinander im Winkel von ca. 50° in posteromedialer Richtung an den Dornfortsatz des Proatlas und die craniale Kante von demjenigen des Axis. Dort inserieren sie ventral der Fasern des M. transversospinalis capitis dicht unterhalb der Dornfortsatzspitzen (Abb. 26, 27A). Zwischen den Dornfortsätzen setzen die Faserbündel des Muskels fleischig am Septum interspinale an.

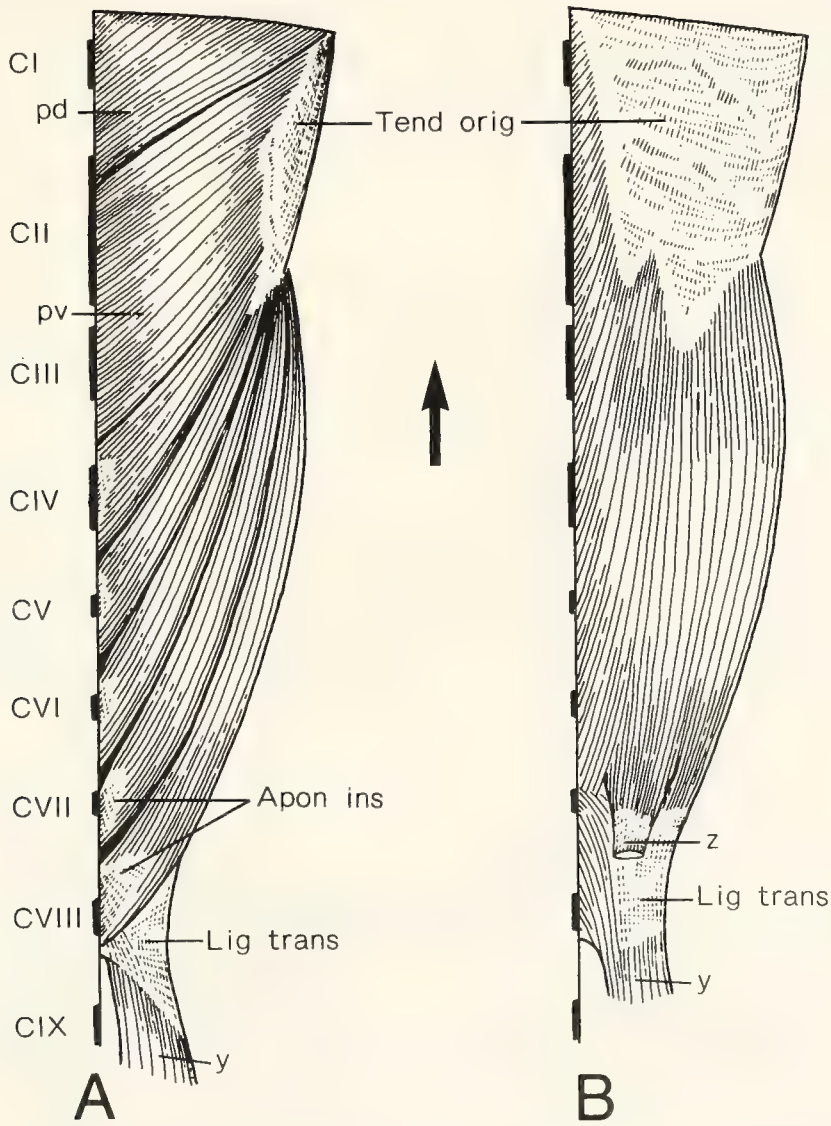


Abb. 27. *Alligator mississippiensis*; Dorsalansicht des rechten (A) und Ventralansicht des linken (B) M. transversospinalis cervicis (Pars I). Man beachte die superficielle Gliederung des Muskels und die kleinen Insertions-Aponeurosen (Pfeile) im Bereich der Spinae neurales IV-VIII. y = Faserbündel, die zur epaxialen Thoracalmuskulatur ziehen, z = Sehne, die am M. transversospinalis cervicis (Pars II) inseriert. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Pars ventralis entspringt lateral und ventral mit einer großflächigen, superficiellen Sehne, welche die distale Kante der Pars ventralis vollständig umfaßt und den anterioren Bereich von deren Ventralfläche bedeckt. Von dieser Sehne aus ziehen alle Faserbündel in posteromedialer Richtung an die Dornfortsätze der Halswirbelsäule. Die ursprungsnahen Faserzüge entspringen in einem Winkel von etwa 50°, diejenigen des caudalen Sehnenendes fallen in einem Winkel von ca. 20° zur Sagittallinie ein (Abb. 27A). Der Insertionswinkel

nimmt also von anterior nach posterior ab. Im Gegensatz zum geradlinigen Verlauf der dorsalen Fasern ziehen die Fasern der Pars ventralis in einem weiten, nach lateral konvexen Bogen zur Wirbelsäule. Ab C III zeigt die ventrale Portion des M. transversospinalis cervicis (Pars I) von dorsal gesehen eine deutliche Gliederung durch faserparallele Bindegewebsblätter, die bis an die Insertion zu verfolgen sind. Sie teilen die inserierenden Faserbündel genau zwischen zwei Dornfortsätzen. Auf der Ventralfläche des Muskels ist die Gliederung nicht erkennbar (Abb. 27B).

Die Pars ventralis inseriert überwiegend fleischig an den Dornfortsatzspitzen unmittelbar caudal der ebenfalls dort liegenden Ansätze der Pars dorsalis, aber auch am Septum interspinale. Im Bereiche der Insertionen an den Dornfortsätzen treten bisweilen schwache Flächensehnen auf (beim präparierten Tier nur an den Dornfortsätzen der C V und VI, wo der im Schnitt querovale Muskel seine größte Breite aufweist; Abb. 38).

Die am weitesten lateral gelegenen Faserbündel des M. transversospinalis cervicis (Pars I) erreichen den C VIII, wo auch der fleischige Anteil des Muskels endet. Zwischen flachen Fettpolstern eingebettet, verlängert eine dünne, fast fascienartig gebaute Sehne die Pars ventralis nach caudal. Sie spaltet sich in ein dorsales und ein ventrales Blatt. Zwischen diese Blätter sind Fasern des am weitesten cranial gelegenen Kegels des M. tendinoarticularis eingebettet. Der M. transversospinalis cervicis (Pars I) steht Über eine derbe Fascie an seinem caudolateralen Rand mit dem M. transversospinalis cervicis (Pars II) in Verbindung (Abb. 39; vgl. Kapitel 6.1.3.).

6.1.3. Musculus transversospinalis cervicis (Partes II und III) (Abb. 24, 28-30, 38-39, 44)

Synonyme: Splenius colli (RATHKE 1866); Splenius secundus (HAIR 1868); M. epistropheo-vertebralis (HOFFMANN 1890); M. transverso-spinalis cervicis (partim) einschließlich Mm. interneurales cervicis (VALLOIS 1922).

Ursprung: M. transversospinalis cervicis (Pars II) und M. transversospinalis cervicis (Pars III) gemeinsam am Supraoccipitale.

Ansatz: M. transversospinalis cervicis (Partes II und III) gemeinsam sehnig und fleischig an den Basen der Processus spinosi und den Processus articulares; ab C VIII auf den Dorsalflächen der Arcus neurales; enge Verflechtung mit epaxialen Rückenmuskeln.

Gliederung: M. transversospinalis cervicis (Pars II): Pars medialis, Pars centralis, Pars lateralis; M. transversospinalis cervicis (Pars III): dorsale und ventrale Muskelfasern mit verschiedener Verlaufsrichtung.

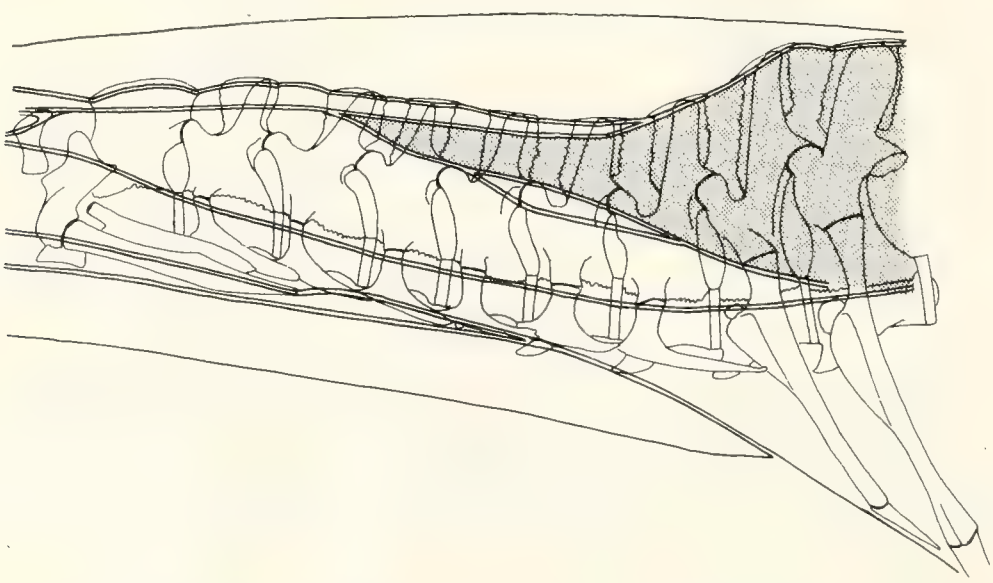


Abb. 28. *Alligator mississippiensis*; Insertionsfläche des M. transversospinalis cervicis (Partes II/III)-Komplexes auf der Halswirbelsäule (punktiert). Ansicht von links.

Da die Teile II und III des M. transversospinalis cervicis nicht nur über ihre gemeinsame Ursprungs-Aponeurose, sondern auch entlang ihrer Insertion auf der Halswirbelsäule in enger topographischer Beziehung zueinander stehen, werden sie gemeinsam besprochen.

Die Ursprungs-Aponeurose des Muskelkomplexes besteht aus einem dorsalen und einem ventralen Blatt. Beide Blätter sind durch eine Schicht lockeren Bindegewebes voneinander getrennt. Sie sind Einstülpungen des internen Halsfascienblattes (vgl. Kap. 6.2.; Abb. 38). Während das dorsale Blatt der Ursprungs-Aaponeurose frei ist, verwächst das ventrale Blatt bis C III mit der Fascie des M. longus capitis superficialis. Beide Blätter enthalten zwei Scharen von Collagenfasern, die sich scherengitterartig kreuzen (Abb. 29, 30).

Im Bereiche der C II und III treten in der Ursprungs-Aponeurose drei ligament- oder sehnenartige Anhäufungen von Collagenfaserbündeln auf (Abb. 29A). Transversal verlaufende Faserbündel bilden das Ligamentum transversum, das in Höhe des dritten Halswirbels das Ende des dorsalen Blattes der Aponeurose markiert. Am caudalen Rand des Ligamentum transversum entspringen die Muskelfasern der Pars lateralis des M. transversospinalis cervicis (Pars II) und der Pars dorsalis des M. transversospinalis cervicis (Pars III).

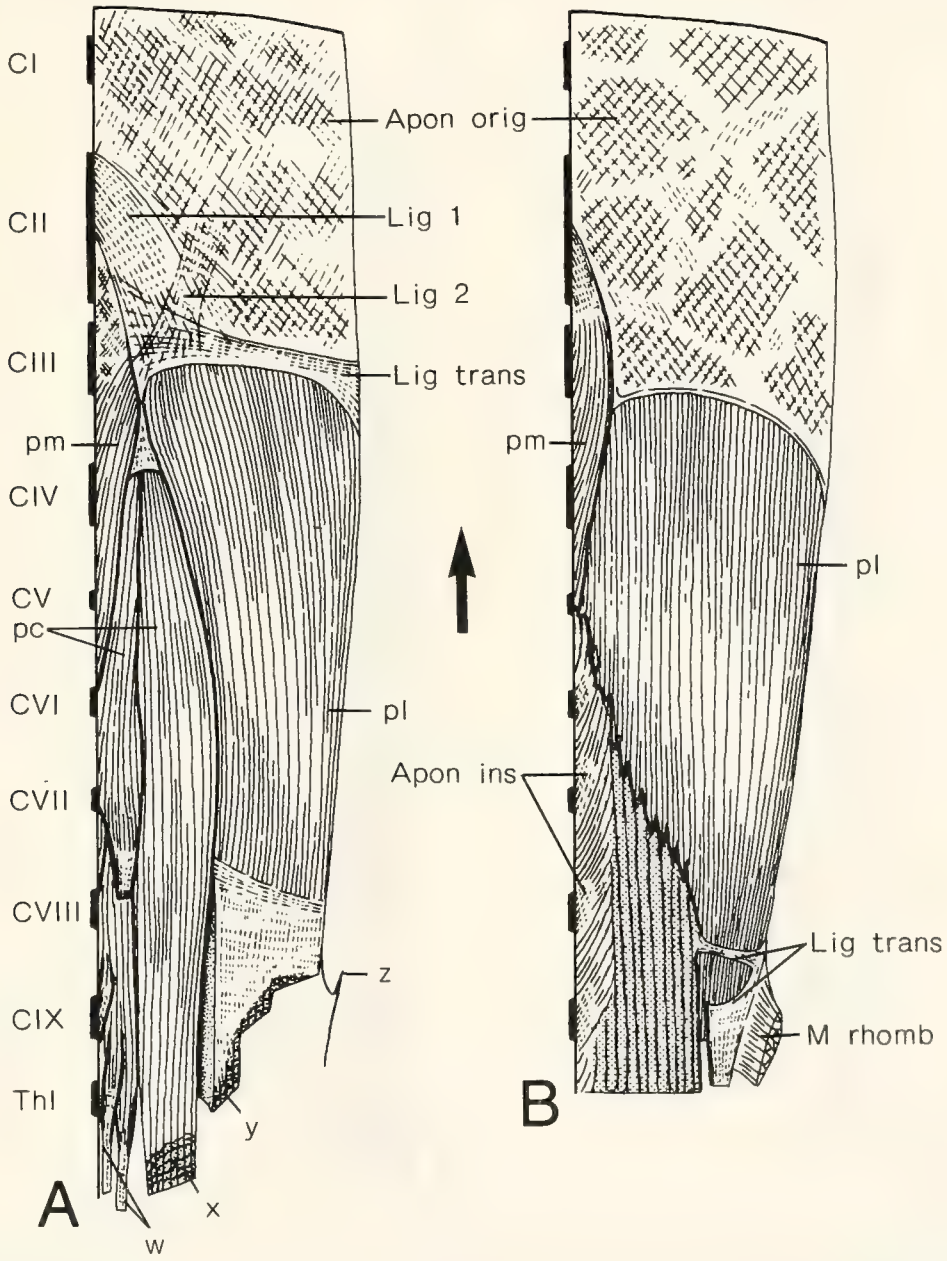


Abb. 29. *Alligator mississippiensis*; Dorsalansicht des rechten (A) und Ventralansicht des linken (B) M. transversospinalis cervicis (Pars II). Man beachte die ausgedehnte Ursprungs-Aponeurose, in deren Dorsalfläche starke Collagenfaserbündel (Lig 1, Lig 2) eingelagert sind. Bemerkenswert ist außerdem die Gliederung der Dorsalseite in Portionen (pm, pc, pl), deren mediale in starke Insertionssehnen auslaufen, die die anteriore Thoracalregion erreichen (w). Die punktierten Flächen zeigen die Areale der Verflechtung mit den lateralen epaxialen Muskelsystemen des Thorax (x, y). z = Verknüpfung mit dem M. transversospinalis capitis. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Eine zweite Collagenfasergruppe entspringt auf der cranialen Hälfte des Processus spinosus und Arcus neuralis des Axis und verläuft in einem lateral konvexen Bogen fächerartig divergierend nach posterolateral. Die Collagenfaserbündel kreuzen diejenigen des medialen Ligamentum transversum-Teiles und bieten dem medialen Teil der Pars lateralis des M. transversospinalis cervicis (Pars II) und den Partes dorsalis et ventralis des M. transversospinalis cervicis (Pars III) einen Ursprung (Abb. 30).

Die dritte Collagenfasergruppe entsteht lateral der zweiten in Höhe des Axis aus den Collagenfasern der Ursprungs-Aponeurose. Die Faserbündel verlaufen in posteromedialer Richtung und ziehen an die superficiellen Muskelfasern der Pars medialis des M. transversospinalis cervicis (Pars III) und die am weitesten medial gelegenen der Pars lateralis (Abb. 30B).

Die am weitesten medial gelegenen Collagenfaserbündel der zweiten Gruppe bilden zusammen mit einigen Fasern der dritten Gruppe den Ursprung für die kleine, langgestreckt dreieckige Ursprungs-Aponeurose der Pars centralis des M. transversospinalis cervicis (Pars II) (Abb. 29A).

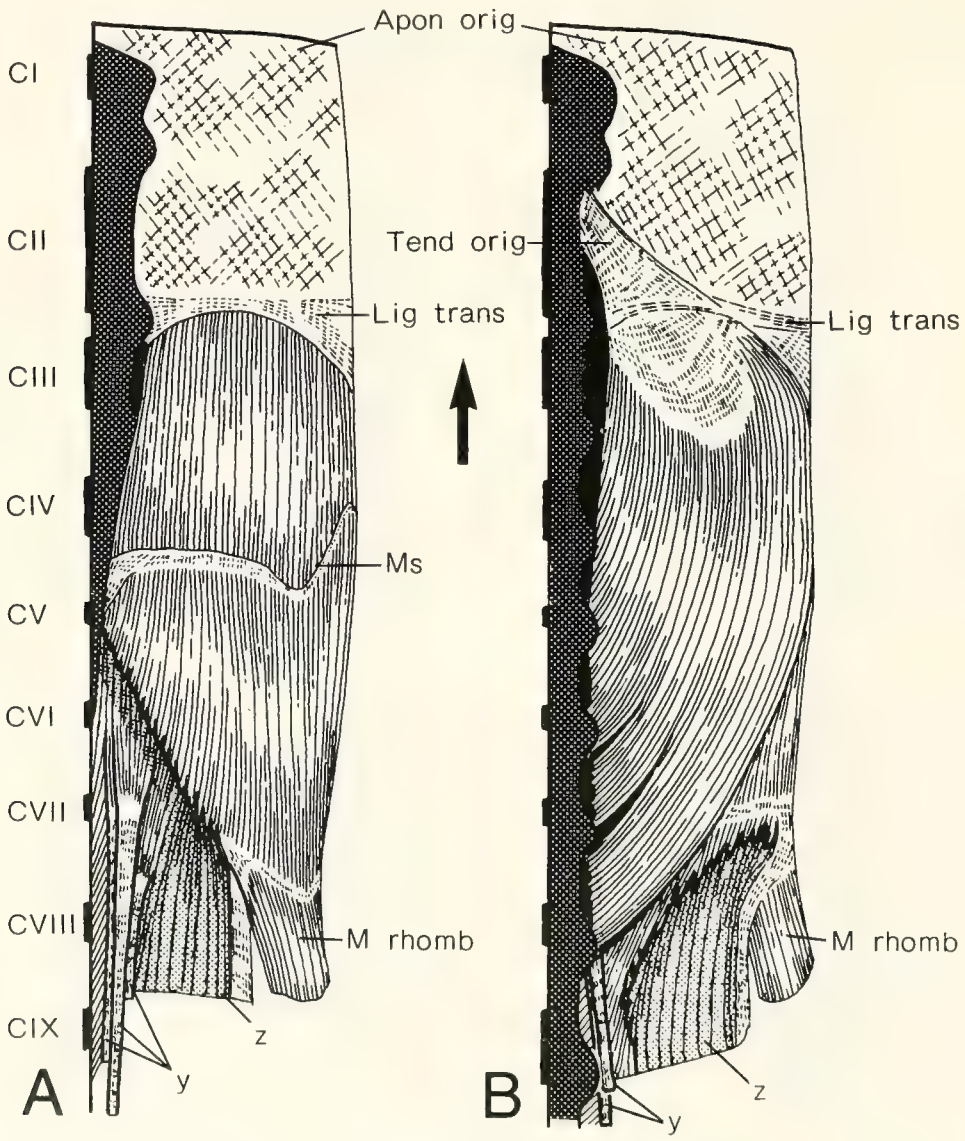


Abb. 30. *Alligator mississippiensis*; Dorsalansicht des rechten (A) und Ventralansicht des linken (B) M. transversospinalis cervicis (Pars III). Die Ursprungs-Aponeurose ist mit der des M. transversospinalis cervicis (Pars II) identisch. Bemerkenswert ist das unvollständige Myoseptum auf der Dorsalseite des Muskels (A), die nach medial umbiegenden ventralen Muskelfaserbündel (B) und der Übergang der lateralen Muskelfasern in den M. rhomboideus. Die parasagittalen Muskelfaserbündel laufen in lange Sehnen aus (y), die zum M. spinalis gehören (vgl. Kapitel 6.7.1.); die punktierten Areale bezeichnen Flächen der Verwachsung mit dem M. transversospinalis cervicis (Pars III) (A) und dem M. longus capitis superficialis (B). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Muskelfasern der Pars medialis des M. transversospinalis cervicis (Pars II) verlaufen in posteromedialer Richtung und inserieren auf den Flanken der Processus spinosi III bis V (Abb. 28). Nur einige dorsale Fasern erreichen die craniale Kante des Processus spinosus VI der Halswirbelsäule. Die dorsalen und laterodorsalen Muskelfasern der Pars medialis münden in eine kleine Aponeurosis, die mit der Ventralseite des M. transversospinalis cervicis (Pars I) verwachsen ist (Abb. 29A).

Die Pars centralis verläuft auf der dorsalen Oberfläche des M. transversospinalis cervicis (Pars II) in einer flachen, U-förmigen Loge, die von den Partes lateralis et medialis gebildet wird (Abb. 29A). In der Pars centralis lassen sich zwei Gruppen von Muskelfaserbündeln unterscheiden: Eine mediale und eine laterale. Die medialen Muskelfasern ziehen an die Flanken der Processus spinosi von C VII und VIII bzw. laufen in einer kleinen Sehne aus, die in Höhe von C VIII mit der entsprechenden des M. transversospinalis cervicis (Pars I) verwächst. Die umfangreichere laterale Muskelfasergruppe läuft parallel zur Sagittallinie nach caudal und inseriert am ersten Myoseptum des M. tendinoarticularis. Profunde Faserzüge dieser Gruppe verwachsen ab C VII mit der Pars lateralis des M. transversospinalis cervicis (Pars II) (Abb. 29B, 38, 39).

Die im wesentlichen longitudinal verlaufenden Faserbündel der Pars lateralis bilden den umfangreichsten Teil des M. transversospinalis cervicis (Pars II) (Abb. 29). Ab C VII ziehen sie, eng mit den medialen Fasern des M. transversospinalis cervicis (Pars III) verflochten, an die Flanken der Processus spinosi und an die Dorsalfläche der Zygapophysen-Gelenkkapseln der Halswirbel (Abb. 28). Die Verwachsungsfläche der beiden Muskeln nimmt nach caudal an Größe zu, und ab C VIII lassen sich nur noch die lateralen Faserzüge der Pars lateralis als eindeutig dem M. transversospinalis cervicis (Pars II) zugehörig erkennen (Abb. 29, 30). Diese separierten Faserzüge werden von einem breiten Ligamentum transversum umfaßt, das sich auf der Ventralseite des Muskels in ein schmales anteriores und ein breites posteriores Ligament gabelt (Abb. 29B). Auf der Lateralfläche des Ligamentum transversum ist der M. rhomboideus anterior angeheftet (Abb. 29B). Die vom Ligamentum transversum umspannten Muskelfasern inserieren auf der Innenfläche des ersten M. longissimus dorsi-Myoseptum. Die übrigen Faserbündel der Pars lateralis des M. transversospinalis cervicis (Pars II) sind jedoch so eng mit denen des M. transversospinalis cervicis (Pars III) und den anterioren des M. spinalis verflochten, daß ihre anatomischen Bezüge gemeinsam bei der Beschreibung des M. spinalis-Systems behandelt werden (Kap. 6.7.1.; Abb. 44).

Der Ursprung des M. transversospinalis cervicis (Pars III) ist mit dem des Teiles II identisch. Mit einem transversal verlaufendem Myoseptum ist der M. transversospinalis cervicis (Pars III) an der derben Ventralfascie des M. transversospinalis cervicis (Pars II) aufgehängt (Abb. 30A). Das Myoseptum teilt nur die superficiellen Fasern des Muskels. Es erscheint etwa in Höhe des C V auf der lateralen Muskelkante und verläuft darauf zunächst faserparallel nach cranial. In Höhe des vierten Halswirbels biegt es in einem scharfen Bogen nach caudolateral um und schneidet die longitudinal verlaufenden Muskelfasern im Winkel von ca. 45^0. Etwa in Höhe des C V wendet sich das Myoseptum nach anteromedial, so daß ein weiter, nach caudal weisender Bogen entsteht. Bis dahin hat das Myoseptum erst ein knappes Drittel der Muskelbreite des M. transversospinalis cervicis (Pars III) durchmessen. Über die verbliebenen zwei Drittel verläuft das Myoseptum transversal, einen cranial konvexen flachen Bogen bildend, und endet auf dem medialen Rand des M. transversospinalis cervicis (Pars III) zwischen C IV und V.

Die dorsalen Faserbündel des M. transversospinalis cervicis (Pars III) verlaufen annähernd parallel zur Sagittallinie nach caudal. Bis C V inserieren sie auf der ventralen Fascie des M. transversospinalis cervicis (Pars II). Ab C V vereinigen sich die am weitesten medial gelegenen mit denen der Pars lateralis des M. transversospinalis cervicis (Pars II). Die Verwachsungslinie verläuft von hier aus schräg nach posterolateral, bis sie die Höhe des cranialen Randes von C VIII erreicht (Abb. 30A). Wie bei M. transversospinalis cervicis (Pars II) sind auch beim Teil III die am weitesten lateral verlaufenden Muskelfaserbündel von der Verwachsung ausgenommen. Sie enden in einer schmalen, transversal verlaufenden Sehne, über die sie mit dem M. rhomboideus anterior in Verbindung treten (Abb. 30).

Die Ventralfläche des M. transversospinalis cervicis (Pars III) bietet eine andere Morphologie als seine Dorsalfläche (Abb. 30B). Die Collagenfaserschar, die auf der Lateralfläche des Axis ihren Ursprung nimmt (siehe oben) verlängert sich auf der Ventralseite des Muskels bis C IV und bildet dort eine ausgedehnte Flächensehne, auf der die ventralen Muskelfaserbündel des M. transversospinalis cervicis (Pars III) entspringen. Diese Muskelfasern laufen in einem lateral konvexen Bogen auf die Halswirbelsäule zu, inserieren aber, kurz bevor sie diese erreichen, auf der ventralen Fascie des M.

transversospinalis cervicis (Pars II). Die am weitesten lateral gelegenen Muskelfasern erreichen die Höhe des Processus articularis caudalis des C VIII.

Die in ihrem posterioren Teil nach medial umbiegenden lateralen Fasern der ventralen Muskelschicht geben den Blick frei auf die Ventralseite der lateralen Fasern der dorsalen Muskelschicht, deren ventrale Faserbündel ab C VII in den M. longus capitis superficialis einstrahlen (Abb. 30B).

Das gemeinsame Insertionsareal der Teile II und III des M. transversospinalis beschränkt sich bis C VII auf die Lateralflächen der Processus spinosi und auf die Dorsalflächen der Processus articulares (Abb. 28, 39). Ab hier weitet sich die Insertionsfläche auf die Arcus neuralis-Dächer und ab C IX - wegen der Integration der M. longus capitis superficialis-Fasern in den Muskelkomplex - auch auf die Dorsalflächen der Processus transversi und der Tubercula aus. Ab C VII treten im proximalen Muskelbereich Sehnen auf, die den M. transversospinalis cervicis (Pars II/III)-Komplex an die epaxialen Muskelsysteme des Dorsum - M. multifidus und M. spinalis - binden (Abb. 44). Aus diesem Grunde wird im Kap. 6.7.1. noch detaillierter von der vertebralen M. transversospinalis cervicis (Pars II/III)-Insertion im cervicothoracalen Übergangsbereich zu sprechen sein (siehe Kapitel 6.7.1.).

6.1.4. Musculus longus capitis superficialis (Abb. 24, 31-32, 38-39)

Synonyme: Splenius capitis (BUTTMANN 1826); Trachleo-mastoideus (Nackenwarzenmuskel) (MECKEL 1828); M. trachleo-mastoideus (OWEN 1866, RATHKE 1866, HAIR 1868); M. collo-squamosus (HOFFMANN 1890); M. longus capitis superficialis (VALLOIS 1922).

Ursprung: Exoccipitale.

Ansatz: ventral der Processus articulares craniales et caudales auf den dorsolateralen Flächen der Arcus neurales.

Gliederung: drei Myosepten.

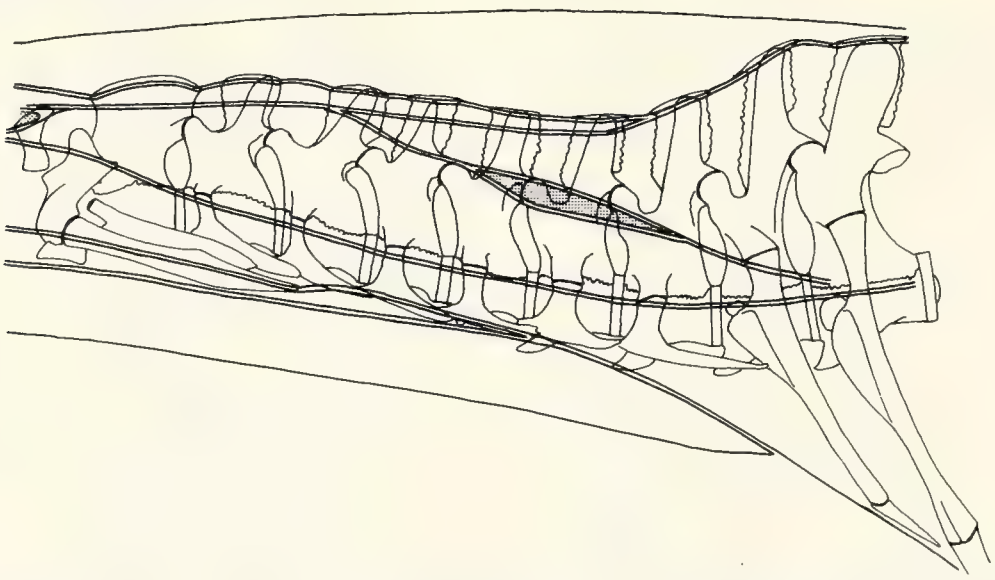


Abb. 31. *Alligator mississippiensis*; Insertionsflächen des M. longus capitis superficialis auf der Halswirbelsäule (punktiert). Ansicht von links.

Der starke, im Querschnitt flach dreieckige M. longus capitis superficialis bedeckt mit seinem Ursprung einen großen Teil der Hinterfläche des Exoccipitale (Abb. 24). Während der laterale Teil des Muskels mit einer starken, umlaufenden Flächensehne entspringt, in deren Zentrum auch fleischige Ursprünge liegen, nimmt seine mediale Portion einen ausschließlich fleischigen Ursprung, der von der sagittalen Sutur zwischen den beiden Exoccipitalia vom Medialteil des M. longus capitis profundus abgedrängt wird (Abb. 31). Ähnlich wie der M. transversospinalis cervicis (Partes I und II) zeigt auch der M. longus capitis superficialis eine deutliche Längsgliederung durch longitudinal orientierte Myosepten, die im Winkel von etwa 15° zur Sagittalebene von anteromedial nach posterolateral ziehen (Abb. 32). Die beiden anterioren Myosepten durchsetzen den Muskel vollständig in dorsoventraler Richtung. Alle Inscriptionen verlaufen parallel zueinander und sind auch - mit Ausnahme derjenigen des dritten Myoseptum - an der lateralen Kante

des M. longus capitis superficialis gut zu erkennen. Die Myosepten schneiden die nach posteromedial orientierten Muskelfasern im Winkel von ca. 30°. Die anteromedialen Faserbündel fallen in einem Winkel von etwa 45° auf die Sagittalebene ein. Während die beiden anterioren Myosepten bis zum Ursprung des Muskels zu verfolgen sind - wobei das am weitesten anterior gelegene zugleich das am weitesten lateral gelegene ist - beginnt das posteriore Myoseptum weiter caudal im Muskel in Höhe des vierten Halswirbels. Bis C III ist die Medialfläche des zweiten Myoseptum die interne Fascie des M. longus capitis superficialis und ist frei von Muskelfasern. In diesem Bereiche inseriert der Muskel nicht an der Halswirbelsäule (Abb. 31).

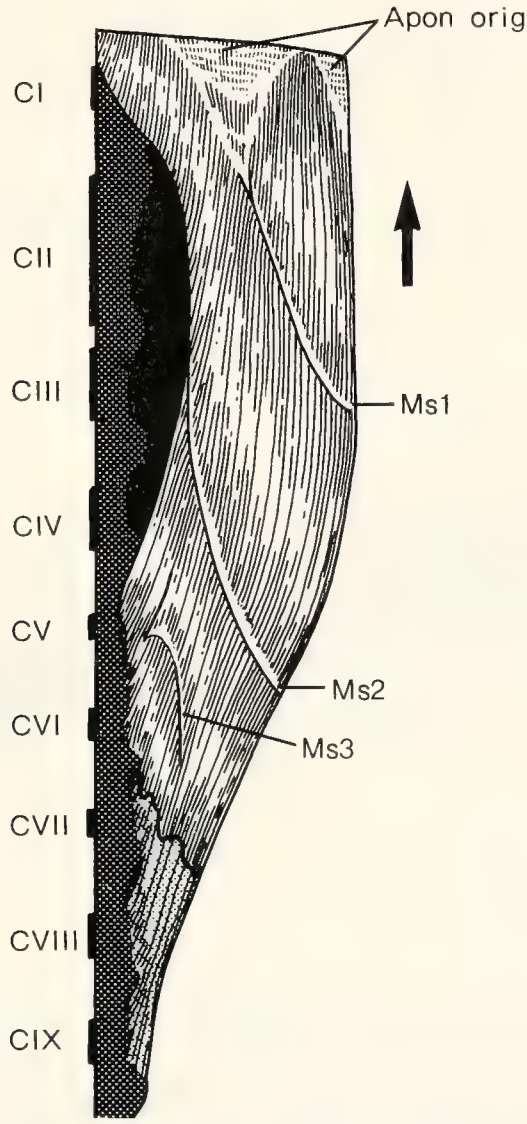


Abb. 32. *Alligator mississippiensis*; der linke M. longus capitis superficialis von dorsal gesehen. Die Ventralseite des Muskels zeigt keine abweichende Struktur. Der Halsmuskel ist durch Myosepten (Ms) gegliedert und wird im Bereich der Halswirbel I bis IV von der dorsalen Aufwölbung des M. longus capitis profundus von der Wirbelsäule abgedrängt. Das punktierte Feld zeigt die Verwachsung mit der Ventralseite des M. transversospinalis cervicis (Pars III). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Nur die Faserbündel medial des dritten Myoseptum inserieren in ihrer Gesamtheit entlang einer schmalen, longitudinalen Linie ventral der Zygapophysen-Gelenke der C IV bis VII (Abb. 31). Von den Fasern medial des zweiten Myoseptum erreichen nur die anterioren und die posterioren Muskelfasern die Wirbelsäule. Sie inserieren an C IV und V, beziehungsweise VII bis IX an denselben Stellen wie die anderen Fasern des M. longus capitis superficialis. Lateral zusammengepreßte kurze, aber starke Sehnen, die serial hintereinanderliegen und zwischen den medialen Faserbündeln des M. longus capitis superficialis austreten, inserieren auf den Sockeln der Processus articulares craniales der Halswirbel. Sie nehmen einige wenige ventrale Fasern des M. transversospinalis cervicis

(Partes II und III)-Komplexes auf. Die Insertionssehnen umfassen die Basen der Processus articulares craniales ganz.

Das caudale Ende der Hauptmasse des M. longus capitis superficialis konvergiert und verschmilzt im Bereiche des C IX mit dem M. transversospinalis cervicis (Partes II und III) zu einer gemeinsamen Masse (Abb. 39). Einige dorsale und laterale Faserbündel strahlen in den M. iliocostalis cervicis ein; einige der medialen inserieren schließlich auf dem Sockel des Processus articularis cranialis des Th I. Einige ventrale Bündel ziehen auf die Diapophysen der posterioren Halswirbel und der Prothoracalwirbel.

6.1.5. Musculus longus capitis profundus (Abb. 24, 33-34, 38)

Synonyme: Intertransversarius (MECKEL 1828); Mm. intertransversales und M. rectus capitis lateralis (RATHKE 1866); M. collo-occipitis (HOFFMANN 1890); M. longus capitis profundus (VALLOIS 1922).

Ursprung: Medialteil der Exoccipitalia.

Ansatz: Lateralflächen der Arcus neurales, dorsale Flächen der Processus transversi der C I-VII und proximaler Teil der dorsalen Tubercula-Flächen der Halsrippen, Fascie des M. iliocostalis cervicis.

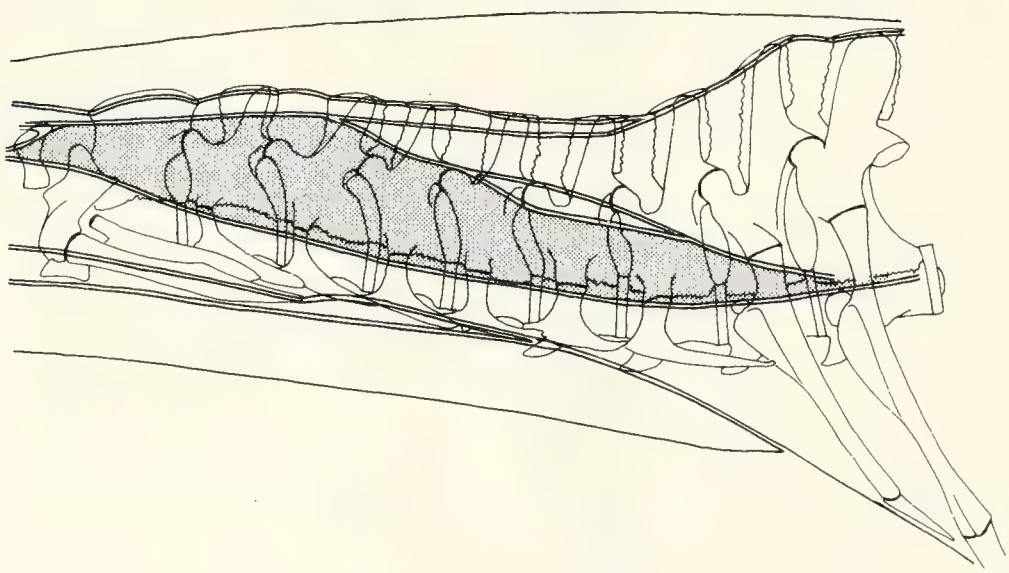


Abb. 33. *Alligator mississippiensis*; Insertionsfläche des M. longus capitis profundus an der Halswirbelsäule (punktiert). Ansicht von links.

Lateral mit einer starken Rundsehne und medial mit fleischigen Fasern entspringt der M. longus capitis profundus auf dem Medialteil der Exoccipitale-Hinterfläche. Sein Ursprung wird ventromedial vom Foramen magnum, dorsal von der Ursprungsfläche des M. longus capitis superficialis begrenzt (Abb. 24). In seinem anterioren Drittel besitzt der homogen gebaute, ungegliederte Muskel einen querovalen Durchmesser, wobei sich das Faserpaket seines Medialteiles zwischen den muskelfaserfreien Bereich des Myoseptum 2 des M. longus capitis superficialis und die Wirbelsäule schiebt. Die dorsalen Fasern dieses Medialteiles erreichen dabei das Niveau von denjenigen des M. longus capitis superficialis. In seinem Verlauf nach caudal flacht der M. longus capitis profundus rasch ab und wird schmaler.

Die anterioren, medialen Muskelfasern des M. longus capitis profundus verlaufen von anterolateral im Bogen nach posteromedial und inserieren fleischig auf den Lateralflächen der Neuralbögen und den ventralen Ausläufern der Processus articulares (Abb. 33, 38). Sie besetzen also im anterioren Bereich der Halswirbelsäule dieselben Insertionsstellen wie der M. longus capitis superficialis im posterioren.

Die dorsolateralen Faserzüge inserieren in Höhe des siebten Halswirbels auf der Fascie des M. iliocostalis cervicis, wobei sie von einem kleinen Ligament, das von den anterioren medialen Fasern des M. longus capitis superficialis ausgeht, dorsal umfaßt werden (Abb. 34).

Die medialen Muskelfasern des anterioren M. longus capitis profundus-Teiles inserieren auf den dorsalen Diapophysen-Flächen der Halswirbel und den proximalen Teilen der dorsalen Tubercula-Flächen von deren Rippen. Der Muskel endet am achten Halswirbel.

Abgedrängt durch den M. longus capitis superficialis, und im ventralen posterioren Bereich auch vom M. iliocostalis cervicis, fällt die Dorsalfläche des M. longus capitis profundus nach posteromedial deutlich ab. Der Muskel wird in seinem Verlauf, im Querschnitt gesehen, immer schräger und dünner. Entsprechend nimmt auch seine Insertionsfläche ab und beschränkt sich im mittleren Abschnitt des Muskels auf die dorsalen und anterioren Flächen der Processus transversi und die Basen der Tubercula der Halsrippen, im caudalen Abschnitt nur noch auf die Processus transversi.

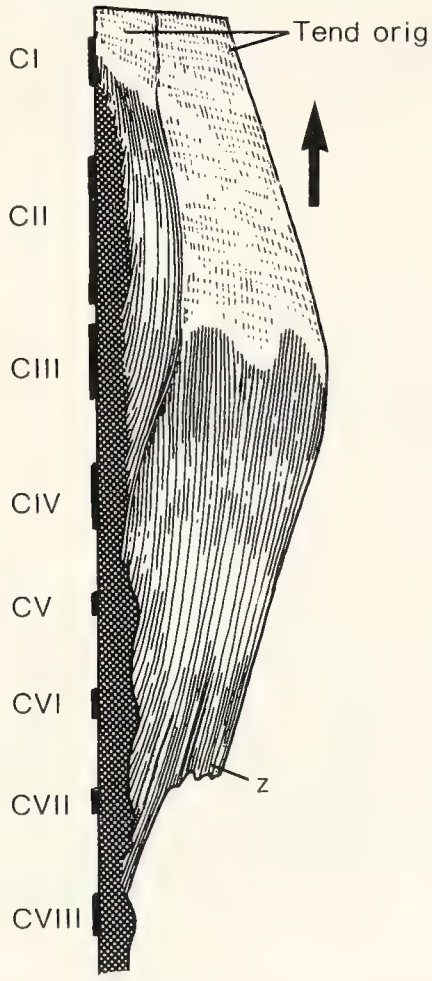


Abb. 34. *Alligator mississippiensis*; der linke M. longus capitis profundus von dorsal gesehen. Die Ventralseite des Muskels zeigt keine Aufwölbung im Medialbereich, ist aber ansonsten morphologisch identisch mit der Dorsalseite. Man beachte, daß die lateralen Faserbündel frei zwischen den Fascien des M. longus capitis superficialis und des M. iliocostalis cervicis enden (z). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

6.1.6. Musculus iliocostalis cervicis (Abb. 14, 24, 35-39, 47)

Synonyme: Sacrolumbalis (BUTTMANN 1826); Aufsteigender Nackenmuskel (MECKEL 1928); M. latissimus colli (RATHKE 1866); M. iliocostalis (FÜRBRINGER 1876, GADOW 1882, GASC 1981); M. cervicalis ascendens und im Rumpfbereich M. sacro-spinalis (HOFFMANN 1890); M. ileo-costalis (MAURER 1896); M. ilio-costalis cervicis (VALLOIS 1922).

Ursprung: lateroventral des M. longus capitis profundus an der Hinterfläche des Exoccipitale, posterodorsale Kanten der Corpora sämtlicher Halsrippen.

Ansatz: erste Thoracalrippe, M. iliocostalis dorsi.

Gliederung: 6 Myosepten.

Im Gegensatz zu den oben beschriebenen Halsmuskeln ist der deutlich segmentierte M. iliocostalis cervicis lateral zusammengedrückt (Abb. 38). Er entspringt mit einer

Aponeurose lateroventral des M. longus capitis profundus auf der Hinterfläche des Exoccipitale (Abb. 24) und auf den posterodorsalen Kanten der Corpora der ersten beiden Halsrippen, aber fleischig auf den folgenden. Dorsal geht die Ursprungssehne in das inter-

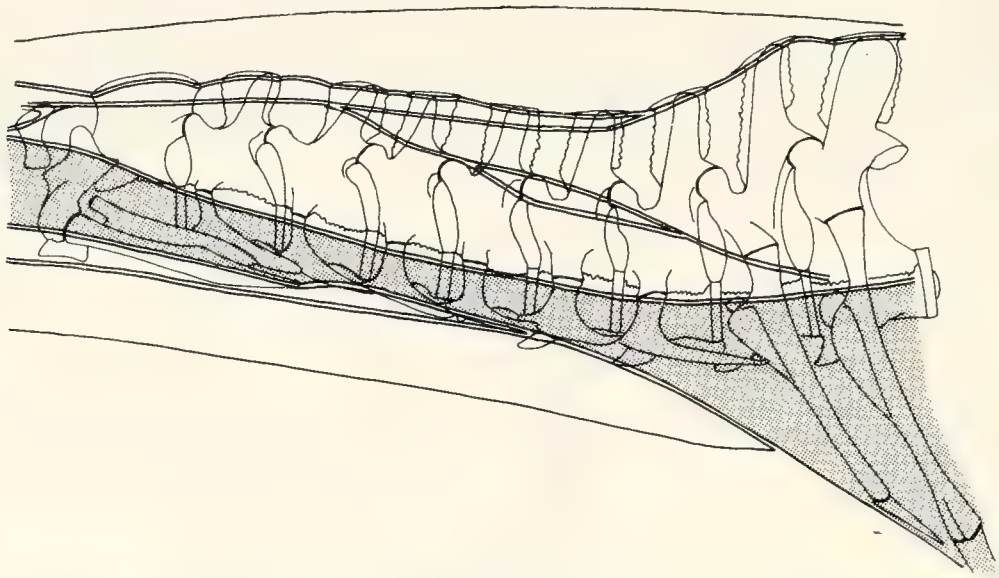


Abb. 35. *Alligator mississippiensis*; Insertionsflächen des M. iliocostalis cervicis auf der Halswirbelsäule (punktiert). Ansicht von links.

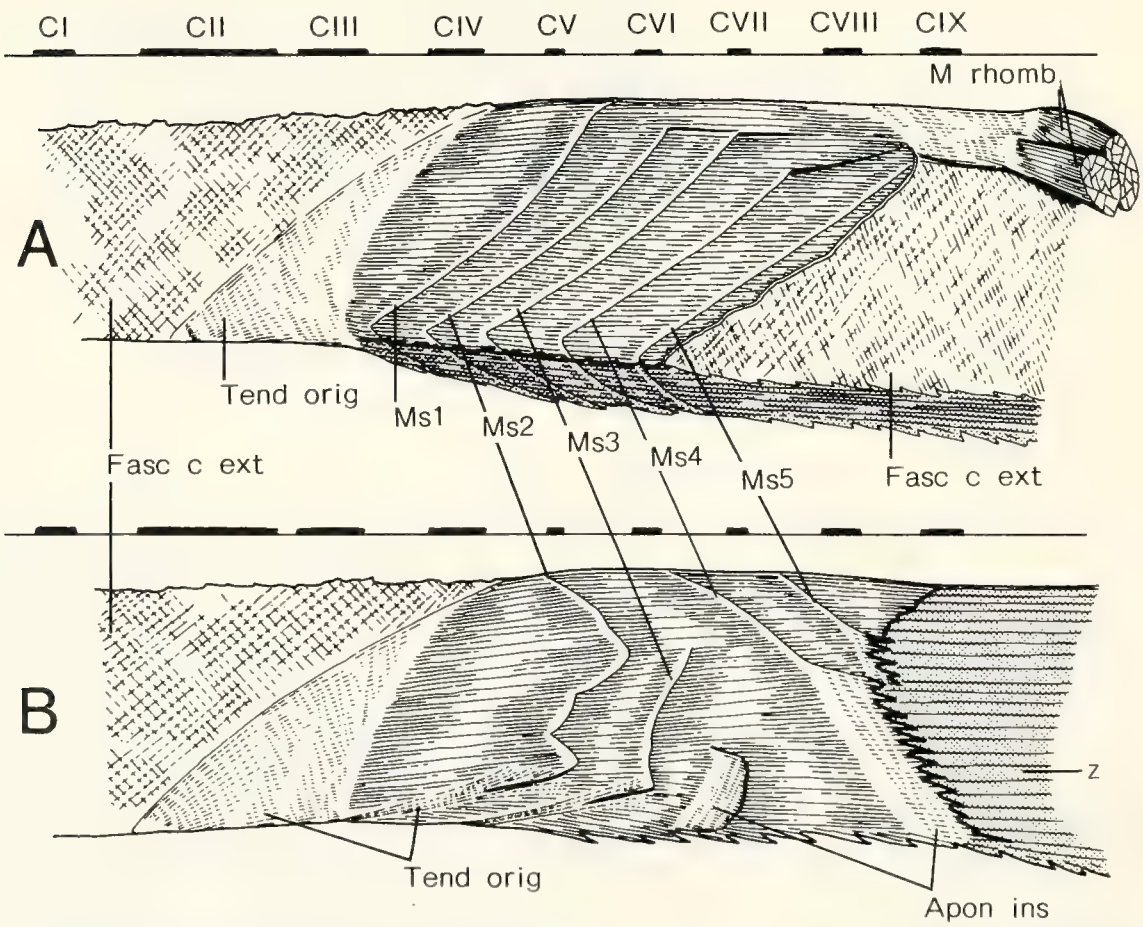


Abb. 36. *Alligator mississippiensis*; Lateralansicht des linken (A) und Medialansicht des rechten M. iliocostalis cervicis (B). Die Halsfascie ist teilweise abpräpariert, um die darunterliegenden Myosepten zu zeigen (A). Beachte die unterschiedliche Gestalt der Myosepten auf der Lateral- (A) und der Medialfläche (B) des Muskels. Mit seiner Ventralkante ist der M. iliocostalis cervicis mit dem M. longus colli verwachsen (gezackte Linie); die punktierten Flächen sind die Verwachsungsareale mit der benachbarten Halsmuskeln. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

ne Blatt der Halsfascie über (Abb 38, 39). Der M. iliocostalis cervicis umfaßt von ventral die Halsmuskeln M. longus capitis profundus und superficialis, wobei er ihre anterioren Bereiche frei läßt.

Von der Ursprungssehne aus ziehen die Muskelfasern zunächst von anteroventral nach posterodorsal, gleichzeitig in einem schwachen Bogen von medial nach lateral, richten sich aber ab C V parallel zur Sagittal- und zur Horizontalebene aus (Abb. 36).

Von den sechs von anteroventral schräg nach posterodorsal ziehenden Myosepten erreicht nur das erste die dorsale Kante des Muskels (Abb. 36A). Die posterior folgenden enden unterhalb dieser Kante. Das bedeutet, daß die dorsalen Faserbündel des M. iliocostalis cervicis ausnahmslos am ersten Myoseptum entspringen und unsegmentiert nach caudal ziehen. Sie inserieren in Höhe des C VIII in einer lateral abgeflachten, kurzen Sehne, an deren posterioren Ende die Hauptmasse der Fasern des M. rhomboideus posterior inserieren. Es ist also ein digastrisches System, an dem auch die dorsalen Fasern des dritten Myoseptum beteiligt sind.

Die medialen Muskelfasern des M. iliocostalis cervicis inserieren auf der ersten Thoracalrippe, die lateralen gehen in das System des M. iliocostalis dorsalis über. Der Übergang ist am größer werdenden Abstand zwischen den Myosepten zu erkennen. Die Länge der Myomer-Fasern entspricht einer Segmentlänge.

Mit seinen ventralen Faserbündeln ist der M. iliocostalis cervicis mit denen des M. colloscapularis verflochten, so daß die Insertionsfläche, die auf den Capitula der Halsrippen II bis IX und den Halsrippen selbst liegt, beiden Muskeln gemeinsam ist (Abb. 35, 36, 38, 39). Die Myosepten des M. iliocostalis cervicis biegen in der Tiefe des Muskels scharf nach posteroventral um und sind auf den Corpora und den Processus craniales der Halsrippen und an der Medialfläche des internen Blattes der Halsfascie festgewachsen (Abb. 14, 36B). Ab C VI schieben sich die Insertionssehnen des M. collothoraci-suprascapularis profundus zwischen die tiefen Fasern des M. iliocostalis cervicis und des M. colloscapularis (siehe Kapitel 6.4.1.).

6.1.7. Musculus longus colli (Abb. 24, 37-39, 42)

Synonyme: M. longus colli einschließlich M. rectus capitis (RATHKE 1866); M. costo-vertebralis lateralis (HOFFMANN 1890); M. longus colli (BUTTMANN 1826, GASC 1981).

Ursprung: Hinterkante von Basioccipitale und Pterygoid, Innenflächen der Halsrippen I und II.

Ansatz: Seitenflächen der Processus ventrales, ventrale Flächen der Centra und der Rippen aller Halswirbel und der drei Prothoracalwirbel.

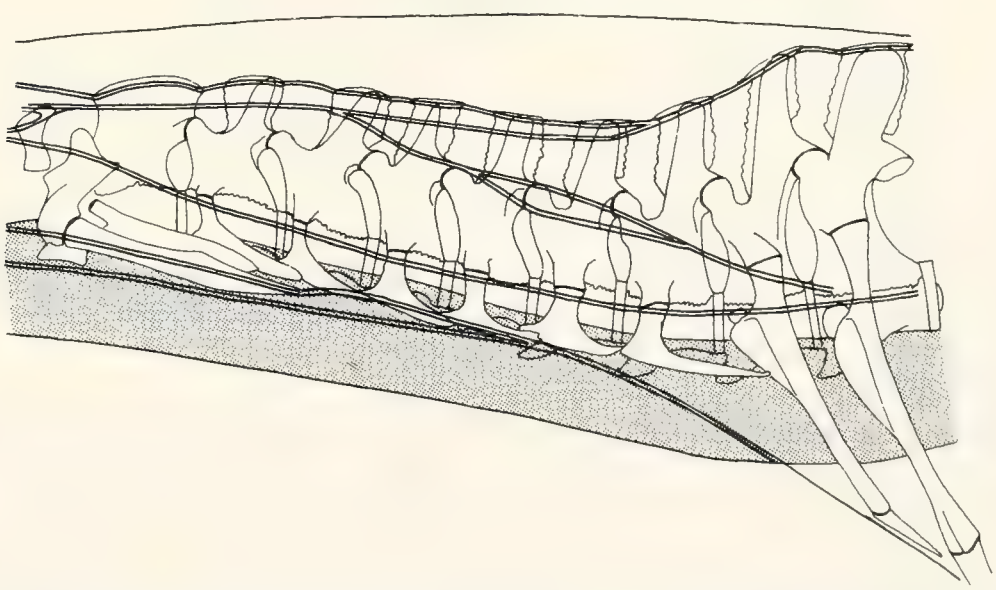


Abb. 37. *Alligator mississippiensis*; Insertionsflächen und Ausdehnung des M. longus colli (punktiert). Ansicht von links.

Der lange hypaxiale M. longus colli verbindet die C I bis IX und die drei Prothoracalwirbel miteinander. Seine Fasern sind an den Seitenflächen der Processus ventrales, den ventralen Flächen der Centra und der Halsrippen angeheftet. Die lateralen Faserbündel des Muskels sind mit den medialen Faserbündeln des M. iliocostalis cervicis und M. colloscapularis verschmolzen. Seinen größten Durchmesser hat der M. longus colli bei C IX. Der Muskel ist über seine ganze Länge mit einer sehr festen Fascie bedeckt. Er ist nach GASC (1981) der einzige hypaxiale Halsmuskel der Krokodile. Der von RATHKE (1866) als selbstständiger Muskel benannte M. rectus capitis ist der vom Rest des Muskels etwas abgesetzte craniale Teil des M. longus colli.

6.2. Die Halsfascien (Abb. 38-40)

Die Fascia cervicis ist eine zweilagige derbe Fascie, deren externes und internes Blatt durch lockeres Bindegewebe getrennt sind. Sie umfaßt alle tiefen Halsmuskeln (M. transversospinalis capitis bis M. iliocostalis cervicis).

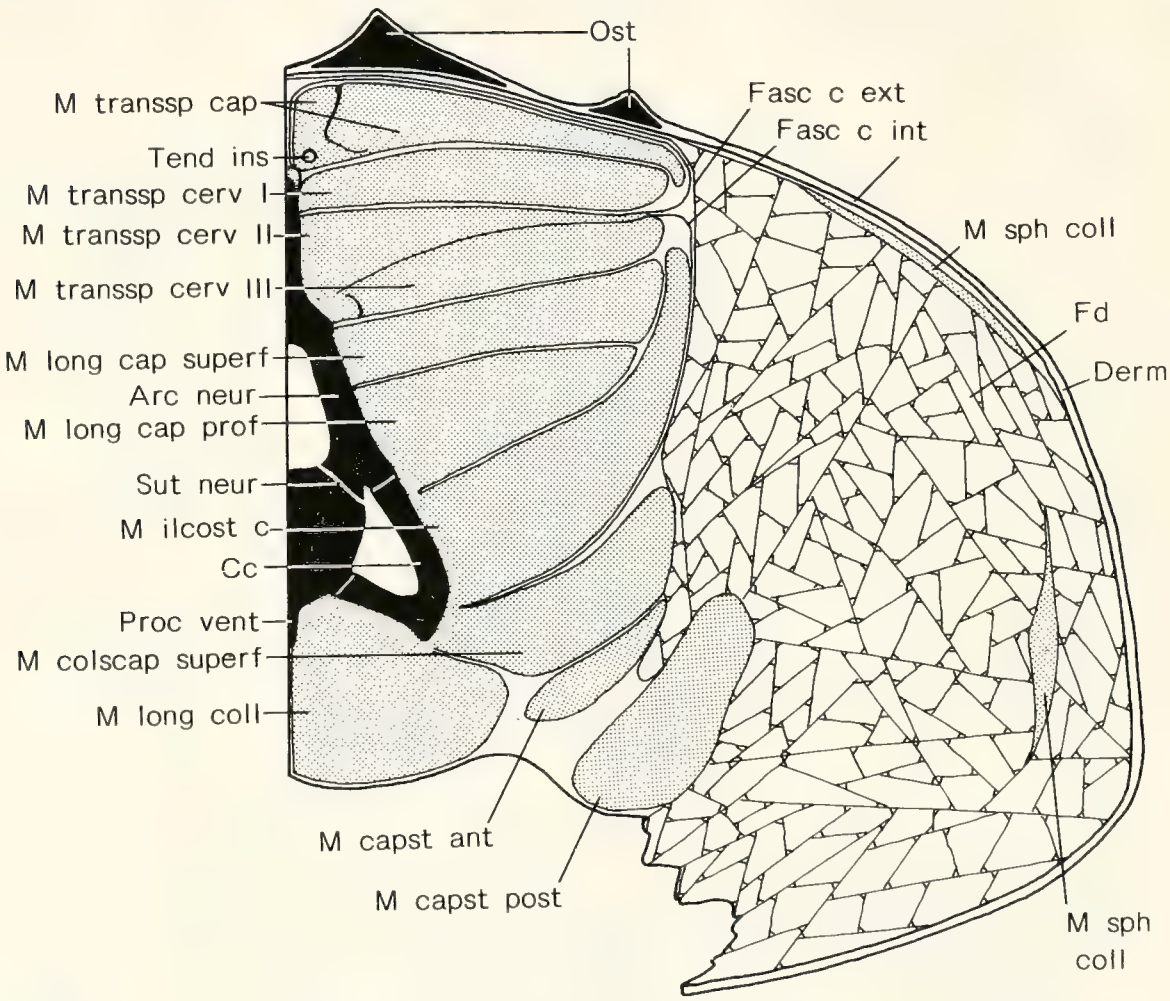


Abb. 38. *Alligator mississippiensis*; schematisierter Schnitt durch eine Halshälfte in Höhe des Halswirbels VII; die Muskelanschnitte sind punktiert. Man beachte das gewaltige Fettlager und die doppellagige Fascia cervicis. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Das externe Blatt, die eigentliche Fascia cervicis, ist mit lockerem Bindegewebe an der dorsalen Halshaut befestigt. In der Sagittallinie ist diese Verbindung etwas fester als im übrigen Anheftungsbereich. Die Festigkeit der Anheftung am III. Nuchalwirtel ist wegen der zwischen Schuppe und Fascie eingeschobenen Fettlinsen geringer als an den beiden anterioren Schuppenwirteln. Die Fascie ist im Bereich zwischen den Nuchalia deutlich perforiert. Ventral ist das externe Halsfascienblatt entlang der Verflechtung der inserierenden Muskelfasern des M. iliocostalis cervicis und M. colloscapularis angeheftet. Anterior umgreift es die Ursprünge der tiefen Halsmuskeln und ist am Hinterhaupt angewachsen.

Posterior geht die Halsfascie nahtlos in die Fascia lumbodorsalis über. Der posteriore dorsale Anteil der Halsfascie bedeckt den Übergangsbereich zwischen cervicaler und thoracaler Rumpfstamm-Muskulatur. In Höhe der Thoracalwirbel I und II verschmilzt sie mit den dorsalen Insertionsaponeurosen des M. sphincter colli und M. dorsoscapularis und ist zusammen mit diesen an den Dornfortsatzspitzen der ersten beiden Thoracalwirbel festgewachsen.

Während im dorsalen Bereich des externen Halsfascienblattes keine Collagenfaserstruktur zu erkennen ist, dominieren im lateralen Bereich schräg verlaufende Collagenfaserbündel. Dabei fügt sich die von anterodorsal nach posteroventral verlaufende Faserschar mit der von posterodorsal nach anteroventral verlaufenden zu einer scherengitterartigen Struktur zusammen. Die Faserscharen schneiden sich in einem Winkel von etwa 40^0.

Dort, wo die Muskelfaserbündel des M. sphincter colli an der Halsfascie inserieren, ist das externe Blatt zu einem jochartigen Ligament verstärkt, das transversal zur Sagittallinie unter den großen Nuchalschuppen verläuft (Abb. 40).

Das interne Blatt bildet in der Sagittalebene die dorsale Verlängerung je eines der bilateralen interspinalen Fascienblätter. Die dorsale Kante jedes Dornfortsatzes der Halswirbelsäule ist ein zusätzlicher Anheftpunkt. Zusammen mit dem internen Blatt der anderen Körperseite formt das interne Fascienblatt also ein longitudinales Septum, das den M. transversospinalis capitis und den M. transversospinalis cervicis (Partes I und II) der contralateralen Körperseiten trennt. Eine Struktur, die dem Ligamentum nuchae der Mammalia vergleichbar wäre, ist jedoch nicht ausgebildet.

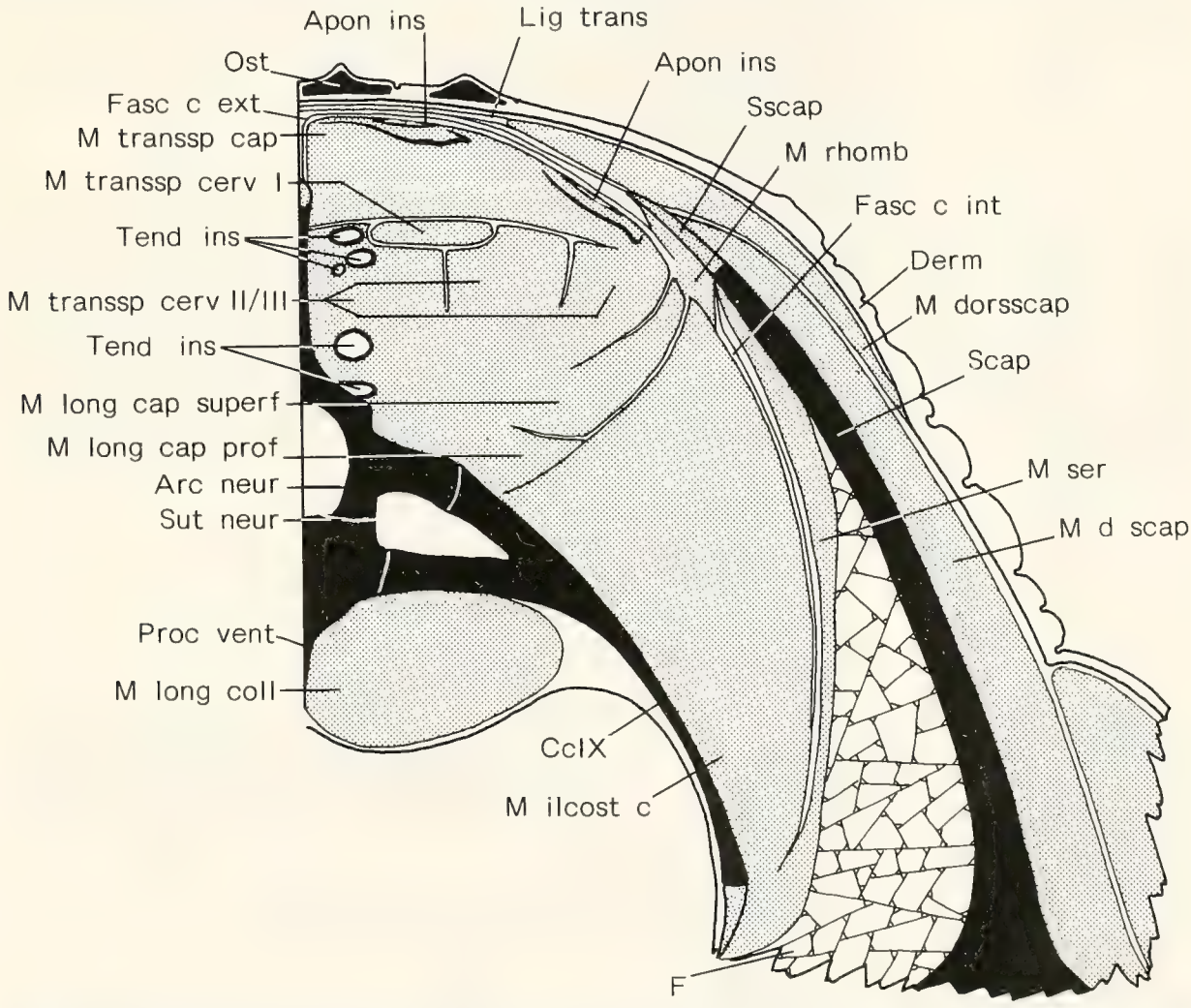


Abb. 39. *Alligator mississippiensis*; schematisierter Schnitt durch eine Halshälfte in Höhe des Halswirbels IX; vom M. transversospinalis cervicis (Pars II) bis zum M. longus capitis profundus sind alle Halsmuskeln zu einem mehrgliedrigen Muskelkomplex verschmolzen, in dessen medialem Bereich starke Sehnen zu erkennen sind. Man beachte die gemeinsame Insertion des M. serratus und des M. iliocostalis auf dem laterocostalen Segment der Halsrippe IX, die in die Halsmuskulatur einstrahlende Insertion des M. rhomboideus sowie dessen Ursprung auf der knorpeligen Suprascapula. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

In der Sagittallinie dicht unterhalb des externen Blattes biegen die internen Blätter der beiden Körperseiten nach links bzw. rechts um und ziehen, die Dorsalfläche des M. transversospinalis capitis bedeckend, nach lateral. Zwischen den beiden internen Blättern und dem externen entsteht in der Sagittallinie ein im Querschnitt dreieckiger Raum, der mit lockerem Bindegewebe und Fettlinsen angefüllt ist.

Über die laterale Kante des M. transversospinalis capitis nach ventral umbiegend, schiebt sich das interne Fascienblatt entlang der Ventralfläche des M. transversospinalis cervicis (Pars II) nach medial zwischen die Halsmuskeln. Die Muskelfaserbündel des M. transversospinalis cervicis (Pars II) sind mit dem Fascienblatt fest verwachsen. Das interne Halsfascienblatt ist somit - zusammen mit dem ventral von ihm liegenden Blatt - an der Bildung eines horizontalen Septum beteiligt, das auf der Ebene der lateralen Kanten der Zygapophysen-Gelenkkapseln an der Halswirbelsäule inseriert. Dadurch werden die drei dorsalen Halsmuskeln von den restlichen getrennt.

Das ventrale Blatt des horizontalen Septum dient als Insertionsfläche für das Myoseptum des M. transversospinalis cervicis (Pars III) und zieht von der lateralen Kante des Muskels über die dorsale Kante des M. iliocostalis cervicis hinweg, um nach ventral auf die Lateralfläche des M. iliocostalis cervicis umzubiegen. Mit den Myomeren des Muskels steht der ventrale Teil des internen Fascienblattes in ebenso engem Kontakt wie mit seinen Myosepten. Die ventralen, anterioren und posterioren Anheftungsstellen des internen Fascienblatt-Systems entsprechen denen des externen Blattes der Halsfascie. Der horizontal verlaufende Teil steht mit dem internen Blatt des M. transversospinalis cervicis (Pars II) in enger Beziehung. Er entspricht der anterioren und posterioren Anheftung des Muskels (siehe dort).

In Höhe der C VIII und IX werden beide Halsfascienblätter durch den M. rhomboideus anterior et posterior perforiert (Abb. 39).

6.3. Das Fettgewebe des Halses (Abb. 38, 39)

Neben kleineren Fettansammlungen im Bereich der Sagittallinie zwischen Haut und dorsaler Halsfascie - hier besonders unter den großen Nuchalia - befinden sich gewaltige Fettansammlungen an den Halsflanken. Sie füllen den Raum zwischen dem M. dorsoscapularis, der Halsfascie, dem M. capiti-sternalis und dem M. colloscapularis aus und werden nur vom M. sphincter colli überspannt. Der Fettkörper selbst enthält sehr viel lockeres Bindegewebe, in das bis bohnengroße, unregelmäßig geformte Fettgewebsinseln gegeneinander verschieblich eingebettet sind. Ein Ausläufer dieses großen Fettkörpers trennt die Faserbündel des M. collothoraci-suprascapularis profundus vom M. colloscapularis.

6.4. Distale Kopfbewegungsmuskulatur

6.4.1. Musculus colloscapularis superficialis (Abb. 41, 43)

Synonyme: Levator scapulae (BUTTMANN 1826, RATHKE 1866); Heber des Schulterblattes (MECKEL 1828, PFEIFFER 1854, STANNIUS 1856); Acromio-trachélien (CUVIER 1835); M. serratus magnus (partim) (HAUGHTON 1866); M. levator anguli scapulae (RÜDINGER 1868); M. collo-scapularis superficialis (= levator scapulae superficialis) (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).

Ursprung: Margo anterior der Suprascapula und Scapula, Fascie des M. coracobrachialis, Cutis der Schulter, Fascie des M. deltoideus scapularis inferior.

Ansatz: Halsrippen I bis VI, Fascie des M. longus colli.

Da die Scapula als der relativ weniger bewegliche Skelett-Teil bezüglich der Halswirbelsäule angenommen wird, dient sie per definitionem dem M. colloscapularis superficialis als Ursprung. Der Muskel entspringt auf der Margo anterior der knorpeligen Suprascapula und der Scapula.

Die oberflächlichsten Fasern des M. colloscapularis superficialis entspringen großflächig und fleischig auf der Fascie des M. deltoideus scapularis inferior und überdecken ihn teilweise. Die am weitesten caudal gelegenen Faserzüge erreichen die Höhe des sternalen Segments der ersten Thoracalrippe. Der M. colloscapularis superficialis überlagert somit auch den lateralen Teil des M. capiti-sternalis pars posterior. Die superficiellen Fasern des

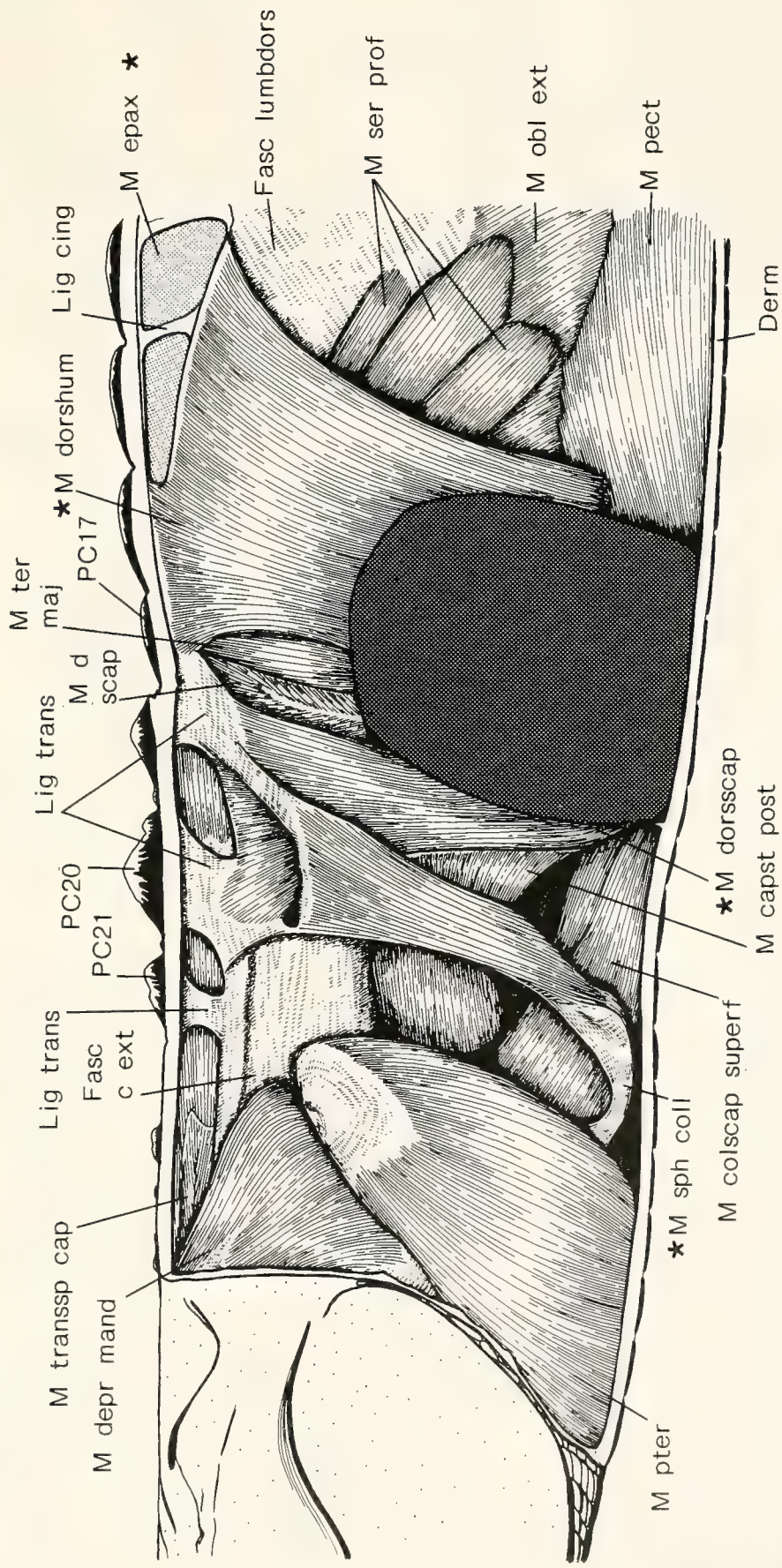


Abb. 40. *Alligator mississippiensis*; Situs der linken Hals- Schulter und anterioren Thoraxmuskulatur. Die Vorderextremität ist abgesetzt (dunkles Raster) und die epaxiale Muskulatur ist punktiert dargestellt. Man beachte die großen transversalen Cervicalligamente (Lig trans) und deren Beziehung zu den Nuchalosteodermen sowie den gefiederten M. serratus. Muskeln mit Hautkontakt sind mit * gekennzeichnet. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3.

M. colloscapularis superficialis ziehen von ihrem Ursprung nach anteromedial und vereinigen sich dabei mit den profunden. Die ventralen Faserbündel des M. colloscapularis superficialis inserieren fleischig auf der Fascie des M. longus colli und der Lateralfläche der zweiten und ersten Halsrippe. Die dorsalen Faserbündel entspringen zum Teil auf der Fascie des M. deltoideus scapularis inferior, hauptsächlich aber an der Cutis der Schulter (Abb. 40). Fast über die gesamte Höhe des Ursprunges stehen sie mit dem M. rhomboideus in engem Kontakt (siehe Kapitel 6.6.1.).

Der am Ursprung lateral zusammengedrückte M. colloscapularis superficialis nimmt in seinem Verlauf nach cranial einen dreieckigen Querschnitt an. Der M. colloscapularis superficialis inseriert gemeinsam mit dem M. iliocostalis cervicis auf den Corpora der Halsrippen I bis VI. Im gesamten cervicalen Insertionsbereich ist der Muskel mit einer derben Fascie an den M. longus colli gebunden. Die dorsalen Muskelfasern des M. colloscapularis superficialis münden in Höhe der Verbindung zwischen C III und IV in eine horizontal stehende Insertionssehne.

6.4.2. Musculus capiti-sternalis

Synonym: M. capiti-sternalis (= M. sterno-mastoideus) + M. sterno-atlanticus (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).
Gliederung: Pars anterior, Pars posterior.

M. capiti-sternalis pars anterior:
Synonyme: Oberes Ende des Kopfnickers (MECKEL 1928); Vordere Fortsetzung des Sterno-mastoideus (RÜDINGER 1868); M. capiti-sternalis pars anterior (= M. sterno-mastoideus) (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).
Ursprung: Exoccipitale
Ansatz: Fascie des M. longus colli

M. capiti-sternalis pars posterior (Abb. 38, 40)**:**
Synonyme: Sterno-mastoideus (BUTTMANN 1826, STANNIUS 1856, RÜDINGER 1868); Innerer Bauch des Kopfnickers (MECKEL 1828); M. sterno-atlanticus (HAUGHTON 1866); M. capiti-sternalis pars posterior (= M. sterno-atlanticus) (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).
Ursprung: Margo anterior der Scapula und erste Thoracalrippe.
Ansatz: Hinterhaupt (wurde nicht näher bestimmt).

Die medialen Collagenfaserbündel der Insertionssehne des M. colloscapularis superficialis überlagern die anterioren longitudinalen Muskelfasern des Muskels im Rechten Winkel von anterodorsal nach posteroventral und bilden die Insertionssehne des kleinen M. capiti-sternalis pars anterior. Dessen Muskelfaserbündel zeigen denselben Verlauf, wie die Collagenfasern der Insertionssehne. Der Ursprung des Muskels reicht von der dorsalen Sutur des Exoccipitale bis zu seiner ventralen. Ein Keil, gebildet aus seinen medialen Muskelfasern, schiebt sich zwischen die Ursprünge der M. longus capitis superficialis und des M. longus capitis profundus. Die ventralen Faserbündel des M. capiti-sternalis pars anterior umfassen die Ursprungssehne des M. iliocostalis cervicis. Der anteriore Teil des M. capiti-sternalis ist über seinen gesamten Verlauf mit dem internen Blatt der Halsfascie fest verwachsen. Seine am weitesten anterior gelegenen Faserzüge inserieren auf der Fascie des M. longus colli.

Der M. capiti-sternalis pars posterior entspringt auf der Margo anterior der Scapula in Höhe der Fossa glenoidea. Seine Ursprungsfläche schließt also unmittelbar ventral an die des M. colloscapularis superficialis an. Nach ventral setzt sich die Ursprungsfläche des M. capiti-sternalis pars posterior auf das sternale Segment der ersten Thoracalrippe und auf die laterale Kante der Interclavicula fort. Diejenigen Fasern, die auf der ersten Thoracalrippe entspringen, sind mit den benachbarten Muskelfasern des M. colloscapularis superficialis eng verflochten.

Zwei Gruppen von Muskelfaserbündeln lassen sich am posterioren Teil des M. capiti-sternalis deutlich unterscheiden: eine laterodorsale und eine ventrale. Während die Muskelfasern der ventralen Gruppe in longitudinaler Richtung nach cranial ziehen, fallen die Fasern der laterodorsalen Gruppe schräg von posterodorsal nach anteroventral auf die lateralen Faserzüge der ventralen ein, an denen sie mit einer starken Flächensehne inserieren. Die laterodorsale Gruppe nimmt den scapulären Teil der Ursprungsfläche des

M. capiti-sternalis pars posterior ein und endet in Höhe des dritten Halswirbels. Die Fasern der ventralen Gruppe des M. capiti-sternalis pars posterior inserieren am Hinterhaupt.

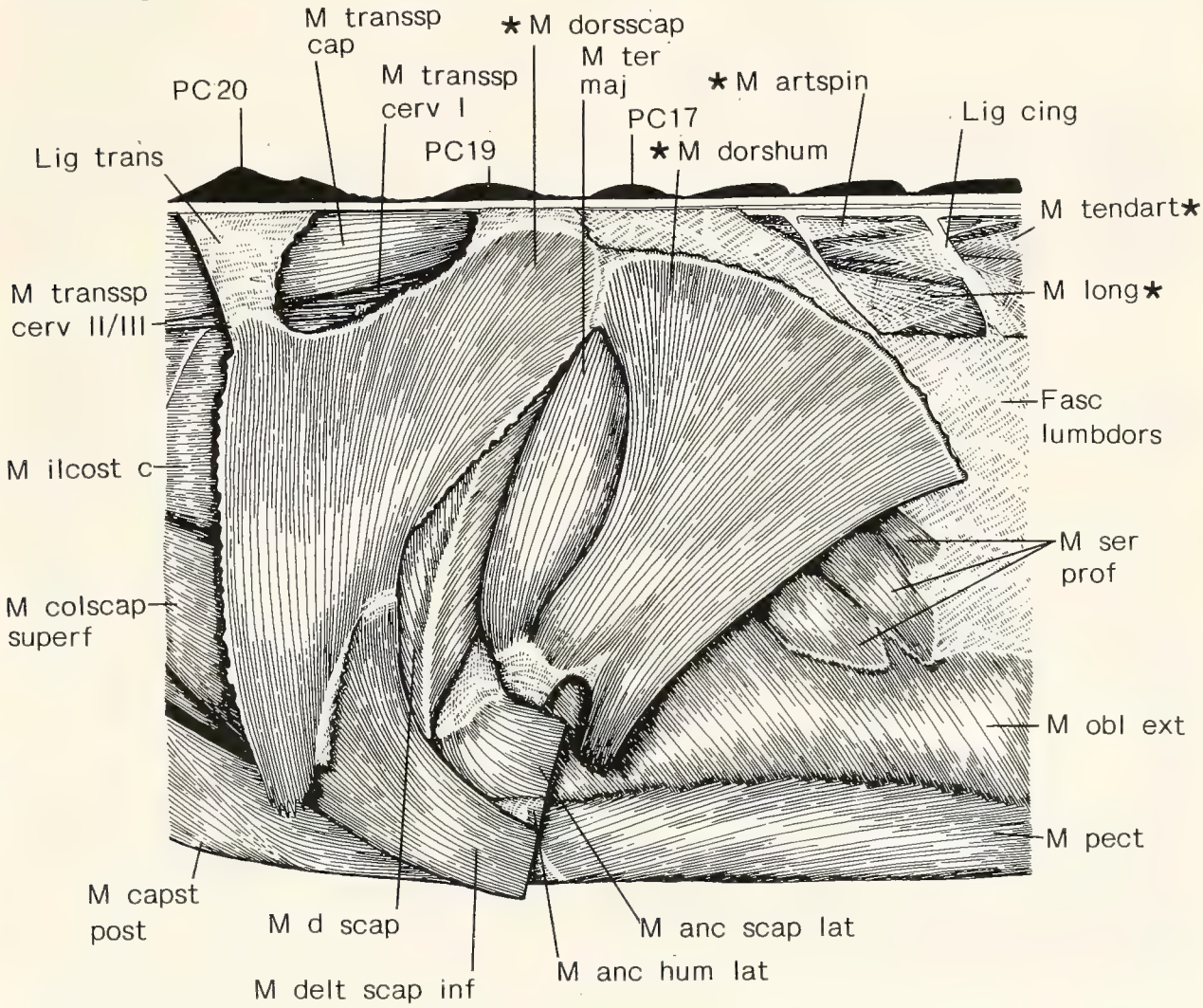


Abb. 41. *Alligator mississippiensis*; Situs der superficiellen Schultermuskulatur der linken Körperseite von lateral gesehen. Die mit * bezeichneten Muskeln inserieren an der Haut. Der anteromediale Rand des M. dorsohumeralis ist mit der lateralen Kante des Rückenpanzers verwachsen. Der M. dorsoscapulris steht über ein breites Ligament (Lig trans) mit dem der contralateralen Körperseite in Verbindung. Man beachte die unter dem M. dorsohumeralis hervortretenden Zacken des gefiederten M. serratus profundus, die auf der Fascia lumbodorsalis inserieren. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

6.5. Schultermuskeln mit Insertionen an der Haut

6.5.1. Musculus sphincter colli (Abb. 38, 40-41, 54)

Synonyme: Platysma myoides (BUTTMANN 1826); M. cervicalis ascendens (?) (RATHKE 1866); M. sphincter colli (FÜRBRINGER 1876); M. constrictor colli (EDGEWORTH 1935).
Ursprung: Insertion des M. capiti-sternalis (pars posterior).
Ansatz: Halshaut, Fascie des M. dorsoscapularis.

Der M. sphincter colli ist ein dünner Hautmuskel, dessen superficielle Faserbündel eng mit dem Unterhautbindegewebe der Halsflanken verbunden sind, während die profunden Fasern dem cervicalen Fettdepot unmittelbar aufliegen (Abb. 38). Der M. sphincter colli entspringt mit einem breiten, tordierten Ligament auf der ventrolateralen Kante der M. capiti-sternalis pars posterior-Insertion. Von diesem Ligament aus divergieren die

Muskelfasern nach dorsal, wo sie überwiegend an der Halshaut inserieren. Nur die am weitesten anterior bzw. posterior gelegenen Faserbündel laufen je in kleine Aponeurosen aus, die beide an die Fascie des M. dorsoscapularis ziehen.

6.5.2. Musculus dorsoscapularis (Abb. 38-41, 54)

Synonyme: Cucullaris (BUTTMANN 1826, PFEIFFER 1854, STANNIUS 1856, RATHKE 1866, RÜDINGER 1868); Dreieckiger oder ungleich viereckiger Muskel (Trapezius) (MECKEL 1828); Trapèze, Trapézius (CUVIER 1835); Trapezius (HAUGHTON 1866); M. dorso-scapularis (= M. cucullaris) (FÜRBRINGER 1876).
Ursprung: Scapula (Margo anterior), M. colloscapularis superficialis.
Ansatz: Haut der Halsflanken und des anterioren Schulterbereiches.

Der M. dorsoscapularis entspringt mit einer kleinen Flächensehne auf dem anterioren Rand der Scapula lateral der Fasern des M. colloscapularis superficialis in der Bucht zwischen Scapulablatt und ventraler Gelenkverdickung. Seine medialen Faserbündel strahlen in die lateralen des M. colloscapularis superficialis ein und sind fest mit diesen verflochten. Der Muskel ist in eine dichte Schicht lockeren Unterhautbindegewebes eingebettet (Abb. 38). Er inseriert an der Haut der Halsflanken und gemeinsam mit den ventralen Fasern des M. colloscapularis superficialis an der Haut des anterioren Schulterbereichs unmittelbar cranial des ventralen Endes der Scapula.
Mit ihrem dorsalen Ende setzen die Faserbündel des M. dorsoscapularis an einer dorsalen, subcutanen Halsfascie an, die ihrerseits an den lateralen Rändern der drei Nuchalia-Querreihen festgewachsen ist.

6.5.3. Musculus dorsohumeralis (Abb. 38-41, 54)

Synonyme: Latissimus dorsi, Breiter Rückenmuskel (BUTTMANN 1826, PFEIFFER 1854, STANNIUS 1856, RÜDINGER 1868); M. latissimus dorsi (= M. humero-dorsalis) (HAUGHTON 1866); M. dorso-humeralis (= M. latissimus dorsi) (FÜRBRINGER 1876).
Ursprung: Insertionssehne des M. teres major, Falten der Achselhöhlenhaut.
Ansatz: Ligamentum interspinale des C IX und des Th I, lateraler Rand der PC 16 und 17 des Paravertebralschildes und Fascia lumbodorsalis et cervicis.
Gliederung: Pars anterior, Pars posterior.

Der Ursprung des M. dorsohumeralis ist zweigeteilt. Der anteriore Teil entspringt auf der Insertionssehne des M. teres major, der posteriore, fleischige, in den Falten der Achselhöhlenhaut. Während die am weitesten anterior gelegenen Muskelfaserbündel über eine kräftige Insertionsfascie am Ligamentum interspinale des C IX und des Th I angeheftet sind, ziehen die weiter posterior gelegenen an den lateralen Rand der jeweils zweiten Schuppe der PC 16 und 17. Die profunden Fasern des Muskels inserieren auf der Fascia lumbodorsalis et cervicis.

6.6. Muskuläre Scapula-Aufhängung

6.6.1. Musculus rhomboideus (Abb. 25A, 29B, 30A, B 36A, 39, 42, 47)

Synonyme: Rhomboidei (BUTTMANN 1826, PFEIFFER 1854, RÜDINGER 1868); Rautenmuskel (MECKEL 1828); Rhomboideus (STANNIUS 1856, HAUGHTON 1866); Angulaire de l'omopalate (CUVIER 1835); M. rhomboideus (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).
Ursprung: Facies medialis der Suprascapula.
Ansatz: laterale Fasern des M. transversospinalis cervicis (Partes II und III), zweites Myoseptum des M. longissimus dorsi, M. iliocostalis cervicis et dorsi.
Gliederung: Caput anterior, Caput posterior.

Der M. rhomboideus anterior et posterior entspringt auf der Facies medialis der Suprascapula. Die Ursprungsfläche des Muskels nimmt die gesamte Höhe des Knorpelareals ein und erstreckt sich über drei Viertel seiner Länge nach caudal. Kurz nach

dem Ursprung teilt sich der Muskel in zwei Köpfe, von denen der posteriore etwas weiter nach dorsal zieht als der anteriore. Die Fasern verlaufen von posterodorsal nach anteroventral.

Der anteriore Kopf inseriert an einer schmalen, transversal verlaufenden Sehne, auf der auch die lateralen Faserbündel des M. transversospinalis cervicis (Pars III) inserieren. Über diese Sehne besteht auch ein Kontakt zum M. iliocostalis.

Die Insertion des posterioren Kopfes befindet sich medial derjenigen des anterioren. Die Faserbündel des posterioren Kopfes inserieren auf der ventrolateralen Kante des medialen Schenkels des zweiten Myoseptum des M. longissimus. Die anterioren Fasern sind über eine derbe Fascie mit den lateralen des M. transversospinalis capitis und M. transversospinalis cervicis (Pars II) sowie den medialen des M. transversospinalis cervicis (Pars III) verknüpft. Anteroventrale Faserzüge des Muskelkopfes stehen über eine transversale Sehne mit den dorsalen Fasern des M. iliocostalis in Verbindung, und schließlich inserieren posteroventrale Muskelfasern an der anterioren Fascia lumbodorsalis etwa im Übergangsbereich zur Halsfascie. Die Fascie wird von den restlichen Fasern des Muskels perforiert.

Die Insertionsstellen des M. rhomboideus anterior erreichen die Höhe des C VIII, die des posterioren die Höhe des C IX.

6.6.2. Musculus serratus-Komplex (Abb. 40-42)

Synonyme:

Pars profunda (= M. collo-thoraci-suprascapularis profundus):

Serratus anticus major (BUTTMANN 1826, PFEIFFER 1854); vorderer Teil (Muskel) des inneren größeren Rückwärtsziehers oder vorderen großen gezahnten Muskels (MECKEL 1828); Grand dentèle (partim) (CUVIER 1835); Serrati anteriores (STANNIUS 1856); Serratus magnus (partim) (HAUGHTON 1866); Pars anterior m. serrati antici (RÜDINGER 1868); M. collo-thoraci-suprascapularis profundus (= M. levator scapulae et serratus profundus) (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).

Pars superficialis (= M. thoraci-scapularis superficialis):

Pectoralis minor (BUTTMAN 1826, PFEIFFER 1854); hinterer Teil (Muskel) des inneren größeren Rückwärtsziehers oder vorderen großen gezahnten Muskels (MECKEL 1828); Grand dentèle (partim) (CUVIER 1835); Serrati posteriores (STANNIUS 1856); M. latissimus dorsi scapulo-costalis (HAUGHTON 1866); Pars posterior m. serrati antici majores (RÜDINGER 1868); M. thoraci-scapularis superficialis (= M. serratus superficialis) (FÜRBRINGER 1876, HOFFMANN 1890).

Ursprung: beide Teile auf der Facies medialis der Scapula, Margo caudalis von Suprascapula und Scapula.

Ansatz: Fascia cervicis externa, Corpora und Processus craniales der Halsrippen VI-IX und der Prothoracalrippen und Fascia lumbodorsalis.

Gliederung: Pars profunda, Pars superficialis; beide in je fünf Zacken geteilt.

Der Schultergürtel ist über den M. serratus-Komplex mit dem Körperstamm breitflächig verbunden (Abb. 42). Der Muskelkomplex besteht aus zwei Teilmuskeln: dem M. collothoraci-suprascapularis profundus und dem M. thoraci-scapularis superficialis. Die beiden Muskelteile, die ich im folgenden der Einfachheit halber als Pars profunda, bzw. Pars superficialis des Serratus-Komplexes bezeichne, sind ungefähr gleich groß. Der fleischige Ursprung der Pars profunda beschränkt sich auf einen schmalen Streifen der Facies medialis der Scapula entlang ihrem dorsalen Rand. Die Pars superficialis dagegen entspringt auf der Margo caudalis von Suprascapula und Scapula sowie ventral der Pars profunda auf der Facies medialis der Scapula. Die anterioren Faserbündel der Pars superficialis nehmen ihren Ursprung auf der caudalen Kante der Pars profunda. Mit Ausnahme einer starken Ursprungs-Aponeurose im Dorsalbereich der Margo caudalis scapulae entspringt die Pars superficialis fleischig. Die Muskelfaserbündel beider Teilmuskeln des M. serratus-Komplexes divergieren von ihren Ursprüngen aus nach ventral und bilden so zwei ausgedehnte, hintereinanderliegende Muskelfächer, die sich kurz nach dem Ursprung in jeweils fünf Zacken pro Portion aufspalten, wobei diejenigen der Pars superficialis weniger distinkt sind.

Der craniale Zacken der Pars profunda ist sehr schmal, läuft nach anteroventral und inseriert mit einer kleinen, flachen Sehne auf der Fascie des M. iliocostalis cervicis (= Fascia cervicis externa). Die Sehne schiebt sich dabei zwischen den M. longus colli und den ventralen Rand des M. iliocostalis cervicis. Der craniale (erste) Zacken der Pars profunda

ist vom posterior folgenden (zweiten) Zacken durch ein Septum abgetrennt, das nahe der Vorderkante auf der Facies medialis der Suprascapula entspringt und den Ursprung des ersten Zackens umfaßt. Es bindet gleichzeitig den M. rhomboideus anterior an die dorsalen Muskelfasern des M. colloscapularis superficialis. Die posterior folgenden Zakken verlaufen immer steiler nach ventral. Die Zacken zwei und drei inserieren mit ihren breiten Sehnen auf der Dorsalkante der Corpora der Halsrippen VII und VIII. Sie durchstoßen dabei die Fascia cervicis, an der sie mit einigen Collagenfaserbündeln angeheftet sind, und dienen als Anheftungsstelle für einzelne tiefe Muskelfasern des M. iliocostalis cervicis. Beim vierten Zacken jedoch setzt der craniale Teil der Insertionssehne auf dem Processus cranialis der Halsrippe IX, ihr caudaler auf der Fascia lumbodorsalis an. Der am weitesten caudal gelegene (fünfte) Zacken der Pars profunda ist sehr schmal. Seine Muskelfasern verlaufen nach ventral und setzen über eine Sehne an dem Processus cranialis der ersten Thoracalrippe an.

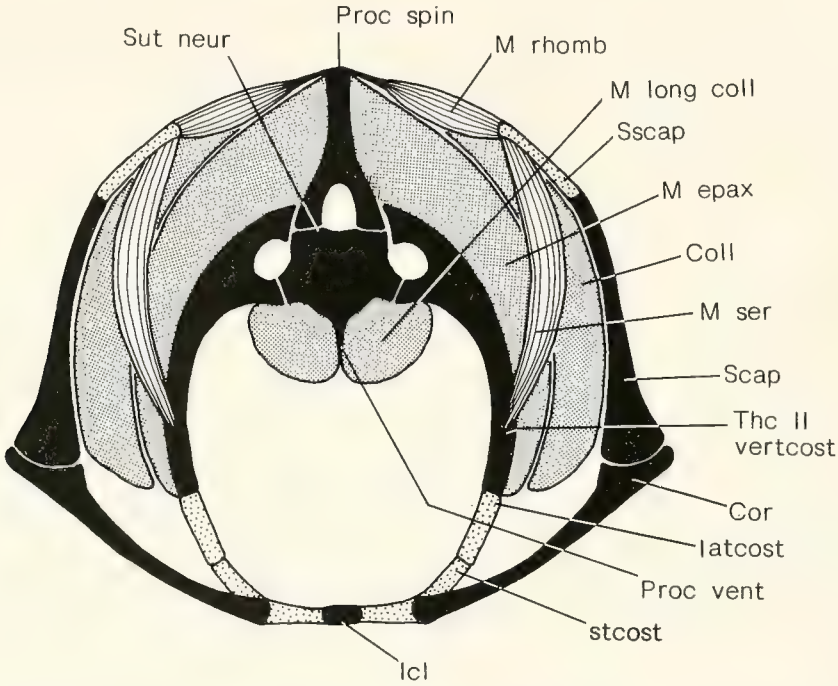


Abb. 42. *Alligator mississippiensis*; Schema der muskulären Schulteraufhängung im Querschnitt etwa in Höhe des zweiten Thoracalwirbels. Der M. iliocostalis und das unter der Scapula befindliche Bindegewebskissen sind fein punktiert, die knorpeligen Bestandteile des Skelettes sind grob punktiert. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die beiden cranial gelegenen Muskelzacken (eins und zwei) der Pars superficialis verlaufen distal der beiden caudal gelegenen Zacken der Pars profunda und inserieren fleischig auf den Processus craniales der Halsrippe IX und der Thoracalrippe I unmittelbar ventral der Insertionsareale der Pars profunda. Beträchtliche Anteile von Muskelfasern setzen jedoch auf der Fascia lumbodorsalis an. Die Ansätze der Zacken drei und vier verteilen sich auf die Processus craniales der Thoracalrippen II und III und die Fascia lumbodorsalis. Der in posteroventraler Richtung weisende fünfte Zacken der Pars superficialis inseriert ausschließlich auf der Fascia lumbodorsalis.

Durch die großflächigen Insertionen der Pars superficialis des M. serratus gewinnt der Muskel eine sehr festen Kontakt zum M. iliocostalis dorsi. Weiter dorsal ist jedoch besonders im Bereiche der Suprascapula ein dickes Bindegewebspolster zwischen dem M. serratus und dem M. iliocostalis zu finden (Abb. 42), das vom M. serratus durchsetzt wird. Weiter ventral befindet sich ein Bindegewebskissen zwischen der Scapula und den beiden Muskeln.

6.7. Epaxiale Muskulatur von Rumpf und Schwanz

Die Beschreibung der einzelnen Muskelsysteme erfolgt von medial nach lateral, um die Reihenfolge, wie sie bei der Cervicalmuskulatur begonnen wurde, beizubehalten. Im Prinzip werden die in der dorsoventralen Richtung gereihten epaxialen Halsmuskeln im Übergangsbereich zum Thorax nur um 90^0 gedreht und gelangen so in eine horizontale Ebene, wobei die am weitesten ventral gelegenen Halsmuskeln in Verbindung mit den am weitesten lateral gelegenen Rumpfmuskeln treten. Auf die Verknüpfung der Halsmuskeln mit den Systemen der epaxialen Rumpfmuskulatur wird in den folgenden Kapiteln besonders eingegangen, ebenso wie auf die Verbindung der epaxialen Rumpf- und Schwanzmuskeln untereinander.

6.7.1. Musculus transversospinalis-System

Nach GASC (1981) umfaßt das System des M. transversospinalis die drei medialen Sehnen-Muskelsysteme: den M. multifidus (Abb. 43A), den M. spinalis (Abb. 43B) und den M. semispinalis. Das System des M. semispinalis gliedert sich bei Krokodilen in zwei Teilsysteme, die als M. articulospinalis (Abb. 43C) und M. tendinoarticularis bezeichnet werden. Den drei am weitesten medial gelegenen Muskeln ist gemeinsam, daß sie aus roten Muskelfasern und recht einfach gebauten Sehnen bestehen. Da zwischen den drei Systemen keinerlei Grenzsepten vorhanden sind, lassen sie sich nur anhand der Sehnen-Verlaufsrichtung klassifizieren. Diese Klassifikation soll hier nur der besseren Übersicht wegen zur Beschreibung verwendet werden.

Das vierte und am weitesten lateral gelegene System der Transversospinalis-Gruppe, der M. tendinoarticularis, ist weniger sehnenreich und besteht aus weißen Muskelfasern. Zwischen ihm und den drei medialen Muskelsystemen liegt ein Grenzseptum, das jedoch die muskuläre Verflechtung der benachbarten Systeme zuläßt. Der von GASC (1981) vorgeschlagenen Gliederung des M. transversospinalis werde ich folgen.

6.7.1.1. Musculus multifidus-System (Abb. 43, 45-48, 50-52)

Synonyme: Spinalis dorsi (partim) (MECKEL 1828, CUVIER 1835; M. multifidus (HAIR 1868, GASC 1981); M. neuro-spinalis dorsi (VALLOIS 1922, FREY 1982).

Ursprung: Dornfortsatzspitze des Th I, ab Thoracalsegment II bis Caudalsegment XII: Dornfortsatzspitzen und mediale Osteodermen-Reihe längs der Sagittalnaht.

Ansatz: Lateralflächen der Processus spinosi, Dorsalflächen der Zygapophysen-Gelenkkapseln, Dorsalflächen der Arcus neurales von Th IV bis Ca XIII.

Gliederung: segmentale, muskelfaserumhüllte Sehnen in caudaler Richtung.

Von allen epaxialen Muskel-Sehnen-Systemen besitzt der M. multifidus den geringsten Anteil an Muskelfasern. Dies liegt zum einen an der Enge seiner Loge, die medial durch die Lateralflächen der Processus spinosi und das vertikale Septum sowie lateral durch die Sehnen des M. spinalis begrenzt ist. Zum anderen sind die starken Sehnen mit ihren im Rumpfbereich schwertförmig verbreiterten, nach posteroventral ziehenden und vertikal gestellten Blättern (Abb. 45, 46, 48, 50, 51) sehr dicht gepackt. Eine Trennung des M. multifidus vom M. spinalis durch ein Septum ist beim untersuchten Tier nicht gegeben; die ventralen Faserbündel der beiden Systeme kommunizieren. Diejenigen Muskelfasern, die die Sehnen der beiden Muskelsysteme miteinander verbinden, lassen sich topographisch weder dem einen noch dem anderen System zuordnen.

Die erste Sehne des M. multifidus-Systems entspringt nahe der Dornfortsatzspitze des ersten Thoracalwirbels ventral des medialen Ursprungsastes der M. articulospinalis-Sehne. Sie besitzt einen enormen Durchmesser (den vierfachen der M. spinalis-Sehne an gleicher Stelle), erstreckt sich über vier Thoracalsegmente und endet über der Zygapophysen-Gelenkkapsel zwischen dem vierten und fünften Thoracalwirbel. Die folgenden Sehnen des M. multifidus verlaufen jeweils dorsal der nächst anterior entspringenden (Abb. 43A).

Über Dorsum und Sacrum hinweg bleibt die Länge der M. multifidus-Sehnen konstant und nimmt bei den ersten beiden Schwanzwirbeln auf 3 1/2 Segmentlängen ab. Von Ca III bis VII beträgt die Sehnenlänge je drei Segmente (Abb. 43A, 51) und nimmt dann posterior kontinuierlich weiter ab. Die letzte M. multifidus- Sehne entspringt vom Dornfortsatz des zwölften Schwanzwirbels. Das M. multifidus-System endet zusammen mit dem M. spinalis

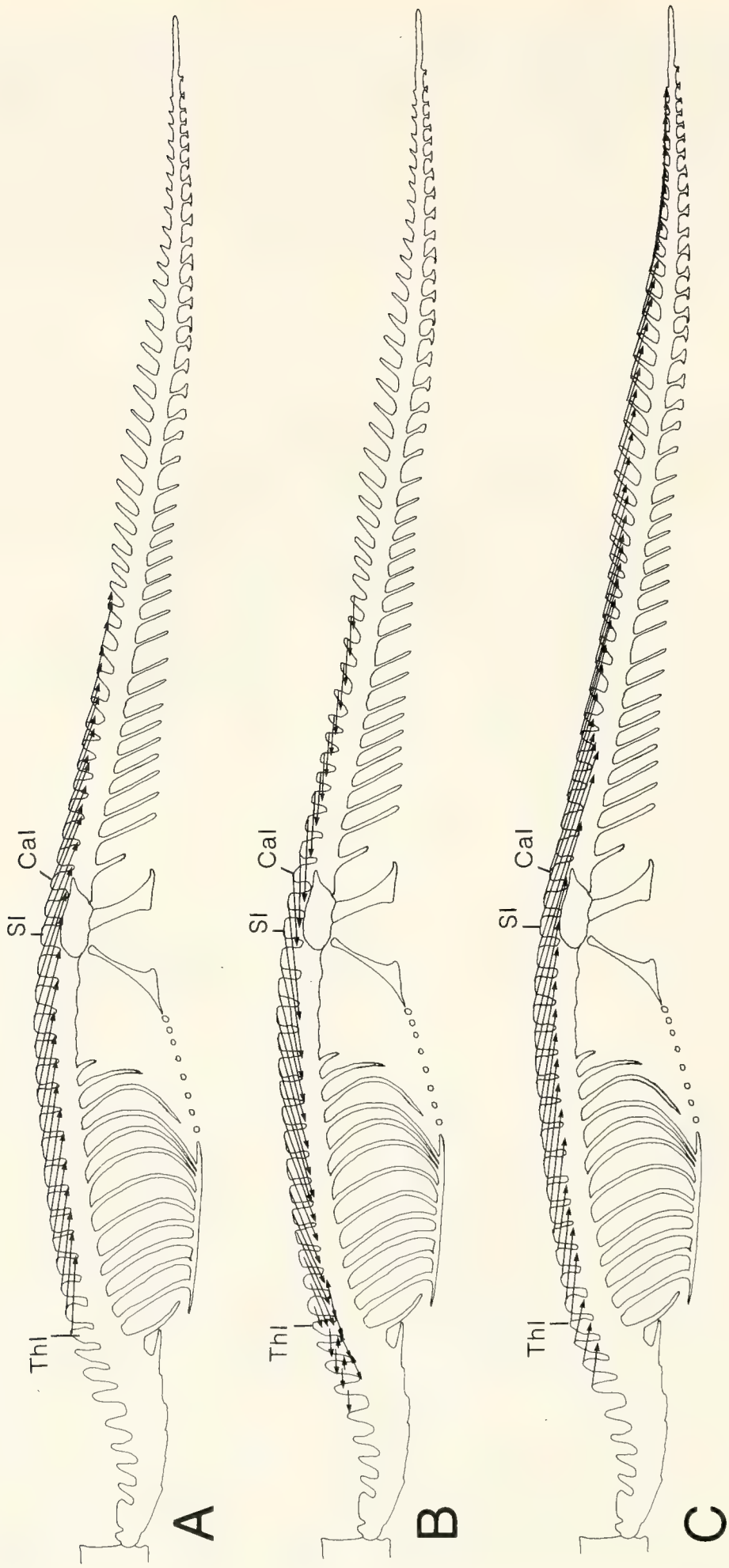


Abb. 43. *Alligator mississippiensis*: die Sehnen der drei medianen Muskelsysteme des M. transversospinalis von links gesehen (schematisch): A) der M. multifidus, B) der M. spinalis, C) der M. articulospinalis. Die Pfeile geben die Länge der Sehnen (in Segmenten) und die Richtung der Sehnen an. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

im Bereich des dreizehnten Schwanzwirbels zwischen Fettpolstern (siehe auch Kapitel 6.7.1.2.).

Im Verlauf des Schwanzes nach posterior ändert der M. multifidus seinen topographischen Bezug zum M. spinalis: Verlaufen die M. multifidus-Sehnen im Bereich der Schwanzbasis medial der M. spinalis-Sehnen, so gelangen sie posterior zunehmend in eine ventrale Position gegenüber dem M. spinalis (Abb. 46A, B).

Die Insertionsfläche der anteroventral verlaufenden, zum Teil sehr langen Muskelfaserbündel befindet sich unmittelbar medial der benachbarten M. spinalis-Faserzüge. Eine anatomische Trennung der Insertionsareale der beiden Muskeln ist nicht möglich (Abb. 45, 46). Die ventromedialen und medialen Faserbündel des M. multifidus in Rumpf, Becken und Schwanzbasis inserieren auf der Dorsalfläche der Neuralbögen und der Lateralfläche der Dornfortsätze (Abb. 48, 50), wobei einige profunde Fasern direkt von einem Dornfortsatz - bzw. einem Neuralbogen - zum anderen ziehen. Diese interspinalen Fasern (Mm. interneurales: VALLOIS 1922, GASC 1981, FREY 1982) sind integraler Bestandteil des M. multifidus.

6.7.1.2. Musculus spinalis-System (Abb. 43-48, 50-51)

Synonyme: Spinalis dorsi (MECKEL 1828, CUVIER 1935); M. semi-spinalis (HAIR 1868); M. spino-articularis (VALLOIS 1922, FREY 1982); M. spinalis (GASC 1981).

Ursprung: topographisch gesehen caudale Fortsetzung des M. transversospinalis cervicis (Partes II und III): Dornfortsätze der C VII bis IX, Th I; ab Th I bis Ca XII zusätzlich auf der medialen Osteodermenreihe längs der Sagittalnaht (siehe M. multifidus).

Ansatz: ab C IX Lateralflächen der M. multifidus-Sehnen, Dorsalflächen der Zygapophysen-Gelenkkapseln und der Arcus neurales, ab Ca IV Basen der Dornfortsätze und Dächer der Arcus neurales, ab Ca VII zunehmend auf laterospinalem und intramuskulärem Fettpolster.

Gliederung: segmentale Sehnen-Muskel-Komplexe in cranialer Richtung.

Wie bereits im Kapitel 6.1.3. angedeutet, geht das M. spinalis-System aus Teilen des M. transversospinalis cervicis (Pars II/III)-Komplexes hervor. Deshalb ist es notwendig, den Übergangsbereich zwischen Hals- und Rückenmuskulatur an dieser Stelle zu beschreiben.

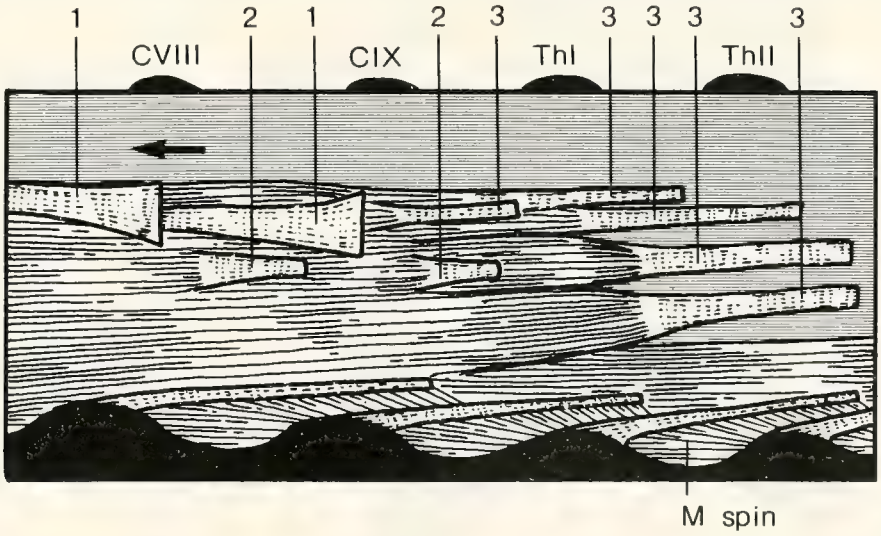


Abb. 44. *Alligator mississippiensis*; das caudale Ende des M. transversospinalis cervicis (Partes II/III)-Komplexes von medial gesehen. (Sehnenkategorien 1, 2, 3). Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Medialfläche des M. transversospinalis cervicis (Partes II/III)/M. spinalis-Übergangsbereiches zwischen C IX und Th I zeigt eine Fülle von Sehnen und Aponeurosen, die zwischen den meist longitudinal verlaufenden Muskelfasern der Pars lateralis der Mm. transversospinalis cervicis (Partes II/III) zum Vorschein kommen (Abb. 44). Am dorsalen Rand des Muskelkomplexes sind zwei breite, hintereinanderliegende Aponeurosen von Segmentlänge zu erkennen, die nach caudal ziehen. Sie setzen etwa auf halber Höhe an den Flanken der Processus spinosi der C VII und VIII an. Die Aponeurosen-Reihe wird fortgesetzt durch zwei Rundsehnen, die auf den Flanken der

Processus spinosi des C IX und des Th I in Höhe der beiden Aponeurosen inserieren. An den cranialen Rändern der Processus spinosi vom C VIII und IX inseriert ventral der genannten Ansatzstellen je eine kleine Aponeurose, die über ein halbes Segment nach caudal läuft.

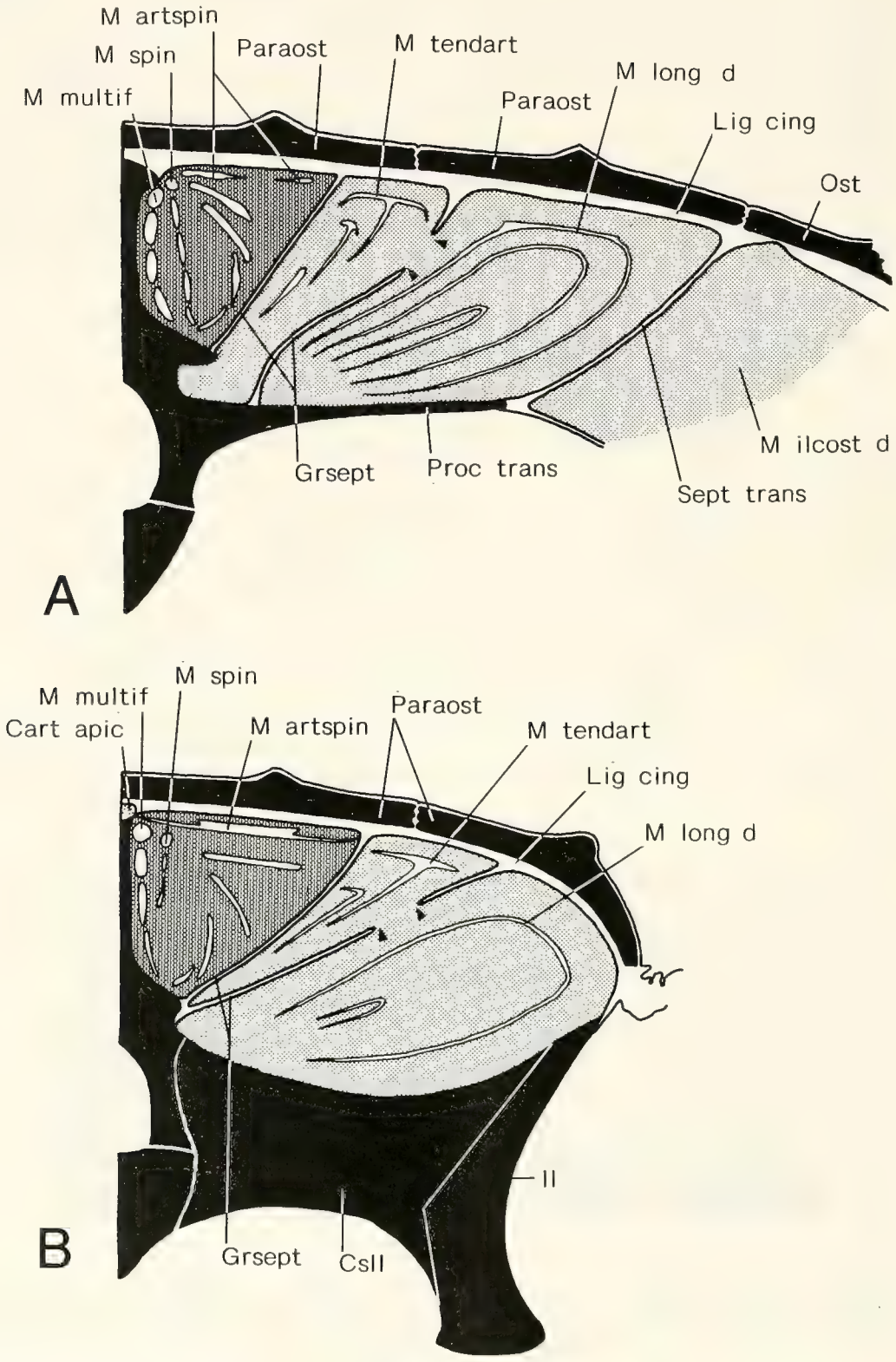


Abb. 45. *Alligator mississippiensis*; schematischer Querschnitt durch die epaxiale Muskulatur in Höhe des Thoracalwirbels VII (A) und des Sacralwirbels II (B). Der Anschnitt der Muskelmasse ist punktiert, rote Muskelfasern sind zusätzlich durch ein dunkleres Raster gekennzeichnet. Man beachte die Torsion der Sehnen des M. spinalis und des M. articulospinalis und die nach medial offenen Myosepten des M. longissimus. Die kleinen Pfeile zeigen auf eine angeschnittene Öffnung im Grenzseptum zwischen dem M. tendinoarticularis und dem M. longissimus. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Ab C VIII lagern sich die dorsomedialen Faserbündel des Muskelkomplexes zu drei fingerförmigen, übereinanderliegenden Muskelzapfen zusammen, die zwischen C IX und Th I in je eine starke Sehne mit hochovalem Querschnitt auslaufen (Abb. 39). Die am weitesten dorsal gelegene dieser drei Sehnen zieht an den Dornfortsatz des Th I, die ventral benachbarte an den Dornfortsatz des Th II und die am weitesten ventral gelegene an den des Th III. Diese drei Sehnen inserieren aber nicht auf den Flanken ihrer nach caudal geneigten Processus spinosi, sondern auf den anterodorsalen Ecken. Die Sehnenlänge steigt also dementsprechend von 1 1/2 Segmentlängen über zwei auf drei Segmentlängen an (Abb. 43B).

Eine weitere Gruppe von Sehnen tritt zwischen den ventromedialen Fasern des Muskelkomplexes zutage. Sie entspringen auf den Dorsalflächen der Processus articulares caudales der C VII bis Th II. Die Sehnen ziehen nach posterodorsal und enden jeweils am anterioren Rand des Processus spinosus zwei Segmente weiter caudal. Diejenigen Muskelfasern, die auf der Ventralfläche dieser Rundsehnen entspringen, verlaufen schräg in posteroventraler Richtung. Sie inserieren auf der Dorsalfläche der posterior folgenden Sehne sowie der dieser Sehne zugeordneten Zygapophysen-Gelenke und des Arcus neuralis. Je näher die Muskelfaserbündel an den Ursprung der Sehnen heranreichen, desto flacher wird ihr Verlauf. Die tiefsten ziehen schließlich von einem Zygapophysen-Gelenk zum nächsten (Mm. interarticulares superiores, GASC 1981).

Ab Th III existieren nur noch die großen, nach cranial gerichteten Sehnen, die auf den anterodorsalen Ecken der Processus spinosi entspringen (Abb. 43B). Schon ab Th I besteht zwischen den Ursprüngen dieser Sehnengruppe und den Sehnen des lateral benachbarten M. articulospinalis-Systems eine feste Verbindung. An Th III weisen die miteinander verschmolzenen Ursprünge der M. spinalis- und M. articulospinalis-Sehnen engen Kontakt zu den parasagittalen Osteodermenreihen auf: Die Sehnenursprünge weiten sich auf die Medialfläche der Osteoderme links und rechts der Sagittalnaht aus.

Ab Th IV haben die Sehnen des M. spinalis-Systems die für den übrigen Rumpf- und Sacralbereich typische Gestalt (Abb. 48, 50): Ihre leicht dorsoventral abgeplatteten Ursprünge gehen schnell in einen querovalen, dann in einen hochovalen Querschnitt über. Cranial laufen die Sehnen in lateral zusammengedrückte Blätter aus, die schließlich nach anterolateral tordieren.

Von Th I aus steigt die Sehnenlänge in Richtung Sacrum an, bis sie ein Maximum von fünf Segmentlängen im Lumbalbereich erreicht. Im Sacralbereich erreichen die Sehnen nur noch eine Länge von gut vier Segmenten (Abb. 43B). In der Schwanzwurzel verringern sich Stärke und Ausdehnung der M. spinalis-Sehnen rasch (Abb. 51). Schon die dem ersten Schwanzwirbel zugeordnete Sehne erstreckt sich nur noch über drei Segmente nach anterior. Ihr vertikales Blatt ist höchst filigran gebaut und mit Muskelfasern verstärkt, die parallel zu den Collagenfasern verlaufen.

Weiter posterior werden die M. spinalis-Sehnen immer flächiger, und ihr cranialer Teil tordiert mehr und mehr in die Horizontale, während ihr Ursprung als vertikal stehende Aponeurose ausgebildet ist. Die Sehnenlänge bei Ca II bis XI beträgt 2 1/4 bis 2 1/2 Segmente (Abb. 43B). Die Sehnenränder erscheinen stark zerschlissen, und von der Sehnenoberfläche strahlen unregelmäßig quastenartig verzweigte Collagenfaserbündel zwischen die Muskelfasern ein.

Ab Ca II treten dünnhäutige Anhänge auf, die den dorsalen Rand der Ursprungs-Aponeurose verbreitern. Die Verbreiterung erstreckt sich über 1/4 bis 1/2 Segment. Jeder dieser Aponeurosen-Anhänge ist die Ursprungsfläche von Muskelfasern, die nach anterodorsal ziehen und am interspinalen Ligament inserieren.

Ab Ca VII liegen die horizontalen Bereiche der M. spinalis-Sehnen so dicht nebeneinander, daß eine septumähnliche Struktur entsteht, die nur noch dorsal und ventral mit nach cranial ziehenden Muskelfasern besetzt ist.

Ab Ca IV wird die Loge des M. spinalis-Systems durch die lateral von ihm laufenden Muskelsysteme immer stärker eingeengt. Von medial wird das System durch Fettdepots abgedrängt, die sich ab Ca IX zwischen den M. spinalis und die Dornfortsätze schieben. In Höhe des elften Schwanzwirbels vereinigt sich das mediale Fettdepot mit dem lateralen (siehe Kapitel 6.11.; Abb. 51). Damit deutet sich das Ende des M. spinalis-Systems an, das außerdem korreliert ist mit einer enormen Flächenzunahme der M. articulospinalis-Sehnen (vgl. Kapitel 6.7.1.3.). Die letzten Muskelfaserbündel, die noch winzige Collagenfaserzüge als Sehnenrudimente enthalten, verschwinden im Bereich des dreizehnten Schwanzwirbels zwischen den Fettwülsten (Abb. 43B).

Im Rumpf-, Becken- und Schwanzwurzelbereich besteht eine enge muskuläre Bindung der M. spinalis-Sehnen an die des M. articulospinalis (siehe Kapitel 6.7.1.3.; Abb. 45). Auch die ventralen Faserbündel der beiden Systeme sind wegen vielfältiger Verflechtungen und

Überkreuzungen nicht voneinander zu trennen, so daß die Insertionsstelle der beiden Muskeln über die Dorsalflächen der Zygapophysen-Gelenkkapseln (Mm. interarticulares superiores, GASC 1981) und die dazwischen liegenden Querfortsatzareale als identisch zu betrachten sind. Die medialen, sehr kurzen Muskelfasern der M. spinalis-Sehnen inserieren auf den gewaltigen Flächensehnen des medial verlaufenden M. multifidus-Systems.

Ab Ca IV geht zunächst die Verflechtung der ventralen Muskelfasern des M. spinalis und des M. articulospinalis durch das dort beginnende Fettlager verloren, was eine Trennung der Insertionsflächen der beiden Muskelsysteme auf der Wirbelsäule bewirkt. Die Muskelfasern des M. spinalis inserieren ab hier auf den Neuralbögen und den Dornfortsatzbasen und sind von den profunden Faserbündeln der benachbarten lateralen Systeme durch das fascienumhüllte Fettlager getrennt. Die lateralen Muskelfasern der M. spinalis-Sehnen inserieren mit dem Größerwerden des Fettlagers auf dessen medialer Fläche. Schließlich besteht nur noch über superficielle Faserbündel ein Kontakt zum M. articulospinalis.

Mit der Verbreiterung des ventral vom M. spinalis verlaufenden Fettdepots wandert das Insertionsareal nach dorsal auf die Seitenfläche der Dornfortsätze (vgl. Abb. 43B). Ab Ca IX schließlich verlier n die Muskelfasern mit dem Einschalten des medialen Fettlagers jeden Kontakt zur Achse.

6.7.1.3. Musculus articulospinalis-System (Abb. 43C, 45-52):

Synonyme: Spinalis dorsi (partim) (MECKEL 1828, CUVIER 1835); M. semi-spinalis (HAIR 1868); M. articulo-spinalis (VALLOIS 1922, FREY 1982); M. articulospinalis (GASC 1981).

Ursprung: Spitzen der Processus spinosi von C VII bis Th I, ab Th II: Facies interna der parasagittalen Osteodermen-Längsreihen, Gürtelligamente anterior der Fascia lumbodorsalis, posteriore Lateralfläche der Processus spinosi, ab Th VI zusätzlich Grenzseptum zum M. tendinoarticularis.

Ansatz: laterale Flächen der M. spinalis-Sehnen, dorsale Flächen der Zygapophysen-Gelenkkapseln und der Arcus neurales von Th I bis zum Beginn des Unpaarkammes im Schwanz, ab dort bis zur Schwanzspitze dorsales Drittel der Dornfortsatz-Seitenflächen.

Gliederung: segmentale Sehnen-Muskelkomplexe, nach caudal orientiert.

Die Muskel-Sehnen-Säule des M. articulospinalis-Systems beginnt mit einer im Querschnitt kreisrunden Sehne, die auf der Spitze des Processus spinosus von C VII entspringt und über zwei vertebrale Segmente nach caudal reicht (Abb. 43C). Die Ursprünge der caudal folgenden Sehnen, die auf den Processus spinosi der C VIII und IX, sowie des Th I liegen, dehnen sich zunehmend nach lateral aus. Es entsteht eine dorsoventral abgeplattete Ursprungs-Aponeurose, deren laterale Anteile auf der Fascia cervicis bzw. der Fascia lumbodorsalis angeheftet sind. Auch die auf dem zweiten Thoracalwirbel entspringende Sehne verwächst mit ihren dorsolateralen Collagenfaserbündeln mit der Fascia lumbodorsalis. Die ventrolateralen Collagenfaserbündel ziehen über diese Anheftung hinaus nach cranial und treten dabei in Kontakt zum medialen Ast des ersten M. tendinoarticularis-Myoseptum (Abb. 48, 49, 50; vgl. Kapitel 6.7.1.4.). Da der anteriore Rand der Ursprungs-Aponeurose vom Processus spinosus des Th II aus zunächst nach caudolateral läuft, entsteht zusammen mit den weit nach cranial ziehenden lateralen Aponeurosen-Anteilen ein gegabelter Sehnenkopf. Zwischen seinen beiden Schenkeln zieht die am Th I entspringende Sehne des M. articulospinalis-Systems hindurch. Ab Th II laufen alle M. articulospinalis-Sehnen des Rumpfes cranial in zwei V-förmig zueinander stehende flache Sehnenköpfe aus: einen lateralen und einen medialen (Abb. 48, 50).

Auch die auf den Processus spinosi der Th III und IV entspringenden M. articulospinalis-Sehnen erreichen mit ihren lateralen Gabelästen die Fascia lumbodorsalis, doch dominiert der Ursprung auf den Gürtelligamenten zwischen den Wirteln PC 17 und 16 bzw. 16 und 15 des Paravertebralschildes im Bereich der parasagittalen Osteoderme. Einige Collagenfaserbündel aus dem am Processus spinosus des dritten Thoracalwirbels entspringenden Sehnenkopf ziehen über den Ursprung hinaus entlang der Sagittallinie nach cranial und erreichen den caudalen Rand des Processus spinosus des zweiten Thoracalwirbels. Dadurch wird die Bifurcation, die im Bereich der Th I und II etwa über 1/4 bis 1/2 Segment reicht, am dritten Thoracalwirbel ca. ein Segment tief. Dieser Zustand wird über den gesamten Rumpf- und Sacralbereich des Muskels beibehalten. Die beiden Sehnenköpfe sind breite, dorsoventral abgeflachte Collagenfaserbänder (vgl. Abb. 52E).

Während die Sehnen im Bereich der Th II bis V keinen Kontakt zum M. tendinoarticularis-System haben, erreichen ihre lateralen Gabeläste ab Th VI die medialen Wände der M. tendinoarticularis-Myosepten. Die Sehnenursprünge befinden sich ab Th V außer auf den Dornfortsätzen auch auf den Gürtelligamenten des Paravertebralschildes. Das gilt sowohl für die anterioren Ränder der Sehnenköpfe als auch für deren Fusionsstelle ein Segment weiter caudal.

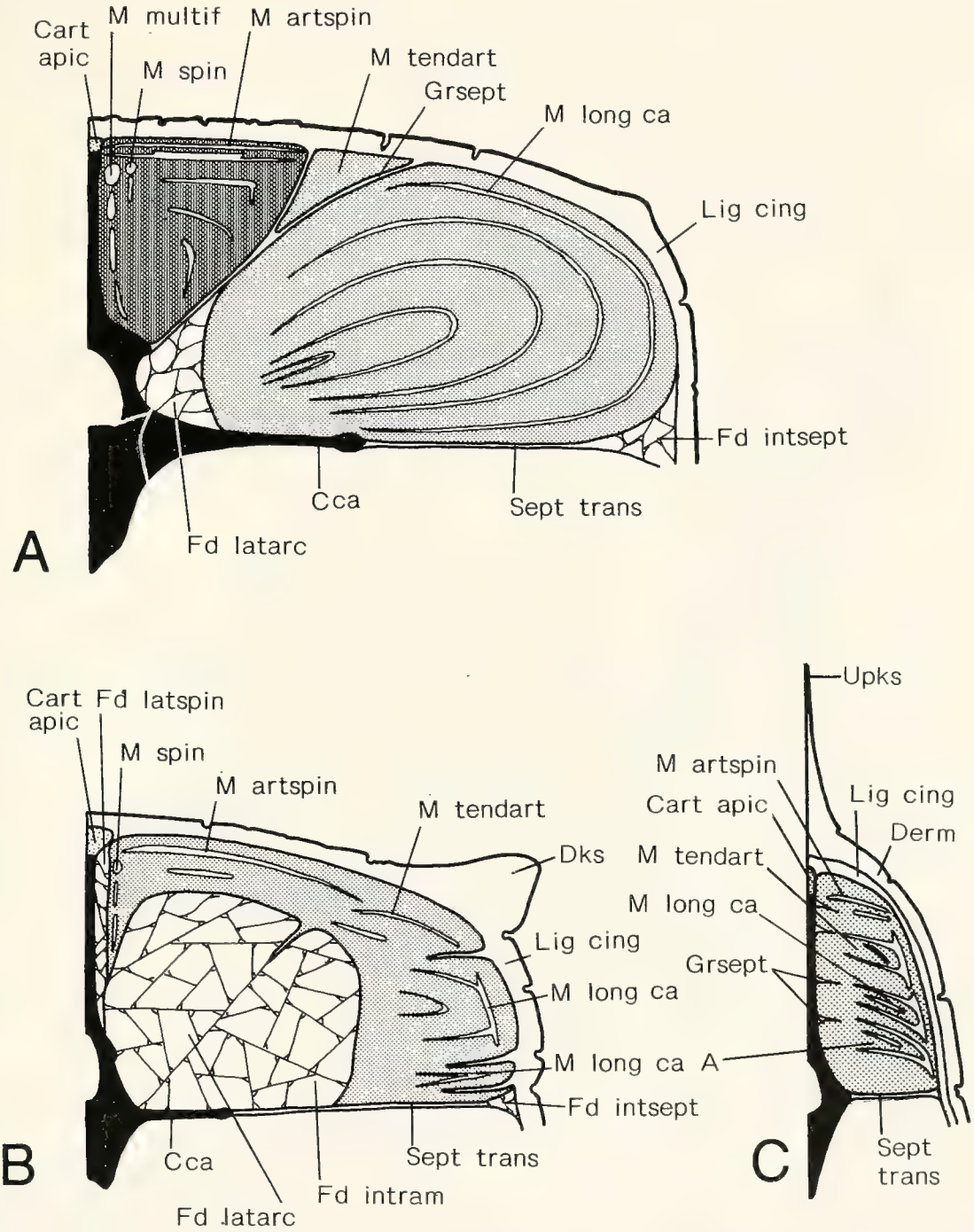


Abb. 46. *Alligator mississippiensis*; schematische Querschnitte durch die epaxiale Muskulatur in Höhe des Schwanzwirbels III (A), XII (B) und XXI (C). Die Anschnitte der Muskelmassen sind punktiert, rote Faserbündel sind zusätzlich dunkel gerastert. Man beachte die Vergrößerung des M. longissimus und die damit korrelierte Reduktion des M. tendinoarticularis (A), das gewaltige Fettdepot, das große Teile der Muskulatur von der Achse verdrängt (B) sowie die große Ähnlichkeit der Sehnenquerschnitte im posterioren Schwanzbereich (C). Im Verlauf des Schwanzes verlagern die Muskelsysteme ihre horizontale (A) in eine vertikale Anordnung (C). Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Sehnenlänge nimmt nach caudal zu: Während - wie bereits erwähnt - die cervicalen Sehnenelemente nur über zwei Segmente ziehen, erstrecken sich die der Th I bis IV über drei Segmente und die der folgenden Rumpfwirbel über 4 1/2 Segmente (Abb. 43C, 51). Zum Sacrum hin steigert sich ihre Länge weiter, bis die mächtigen, den beiden Sacralwirbeln zugeordneten Sehnen sieben Segmente übergreifen. Schon beim ersten Schwanzwirbel nimmt die Länge der Sehnen wieder ab: Die den Ca I und II zugeordneten Sehnen laufen nur noch über vier Segmente. Dann nimmt die Sehnenlänge weiter ab, bis sie an der Basis des Unpaarkammes (Ca XIX) über knapp zwei Segmente reicht (Abb. 43C). Gleichzeitig gelangt das gesamte Sehnen-Muskel-System in eine zunehmend laterale Position, bis die Ursprungs-Aponeurosen der Sehnen schließlich vertikal stehen (Abb. 46, 51).

Nicht nur die Länge der Sehnen ist im Verlauf des M. articulospinalis-Systems Veränderungen unterworfen, sondern auch deren Morphologie. Neben der gegabelten Ursprungs-Aponeurose ist für die Sehnen ab Th III eine Torsion um ca. 90^0 nach medial typisch. Postsacral nimmt diese Torsion mit der Längenreduktion der Sehnen ab. Die dem vierten Schwanzwirbel zugeordnete Sehne zeigt wie alle folgenden keine Torsion mehr (Abb. 48, 51).

Die Ursprungs-Aponeurosen der beiden posterioren Lumbalwirbel zeigen caudal der Fusionsstelle der beiden Gabeläste eine Verstärkung. Es handelt sich um eine langgestreckt dreieckige Auflagerung aus derben Collagenfaserbündeln (Abb. 52E). Die Sehnen des zweiten und dritten Schwanzwirbels sind ebenfalls modifiziert: An ihrem medialen Rand ist eine dünnhäutige Verbreiterung zu erkennen, die nach ventromedial orientiert ist. Sie wird aus Collagenfaserbündeln gebildet, die von posteromedial aus der internen Sehnenfläche ausbiegen. Bei der Sehne des zweiten Schwanzwirbels ist die Verbreiterung deutlicher ausgeprägt.

Im Caudalbereich werden Morphologie und Lage der Sehnen auch durch ihren Bezug zu den Nachbarsystemen und die topographische Lageveränderung der Muskelsäule beeinflußt. Während die caudalen Sehnenenden im Dorsum, Sacrum und in der Schwanzbasis medial voneinander liegen, verlaufen sie ab Ca IV dorsal voneinander (Abb. 46C). Dies hängt mit einem Fettdepot zusammen, welches das Muskelsystem von ventral her verdrängt (vgl. Kapitel 6.11.; Abb. 46A, B, 51). Der laterale Rand der lateralen Ursprungs-Aponeurosen-Äste der caudalen M. articulospinalis-Sehnen biegt nach ventral um und beteiligt sich an der Bildung des Grenzseptum zum M. tendinoarticularis. Dies trifft, wenn auch in schwächerem Maße, ebenfalls für die M. articulospinalis-Sehne des zweiten Sacralwirbels zu. Ab dem vierten Schwanzwirbel nimmt die Fläche der Ursprungs-Aponeurosen immer mehr zu. Dies geschieht zum einen dadurch, daß die beiden Äste der Ursprungs-Aponeurosen von der Fusionsstelle her miteinander verwachsen, zum anderen vergrößert sich gleichzeitig der von den beiden Sehnenästen eingeschlossene Winkel. Zudem verlängert sich im sechsten Schwanzsegment der vertikale Anteil des lateralen Aponeurosen-Astes von seiner Anheftungsstelle auf dem Grenzseptum aus nach posterior auf die interne Aponeurosen-Fläche. Dort läuft er als deutlich erkennbare Lamelle, immer schmaler werdend, parallel zum lateralen Sehnenrand nach caudal. Im Bereich dieser nach ventromedial weisenden Lamelle zeigt die Sehne einen T-förmigen Querschnitt (Abb. 46C).

Die superficiellen Collagenfaserbündel des lateralen Aponeurosen-Astes jedoch biegen scharf nach lateral um, übergreifen das Grenzseptum zum M. tendinoarticularis und verwachsen mit dem Gürtelligament. Integriert in das Gürtelligament, überspannen die Faserbündel das M. tendinoarticularis-System, ohne mit diesem Kontakt aufzunehmen, und verwachsen - noch weiter lateral - mit dem zugeordneten Myoseptum des M. longissimus (Abb. 51). Die Gürtelligamente dienen erst ab Caudalsegment XIII wieder als Ursprungsareale für die Myosepten des M. tendinoarticularis, und damit stehen auch die Sehnen des M. articulospinalis wieder in Verbindung mit den M. tendinoarticularis-Ursprüngen (Abb. 50, 51). Im dreizehnten Schwanzsegment nehmen die M. articulospinalis-Aponeurosen gewaltige Dimensionen an. Haubenartig bedecken sie die gesamte Dorsalfläche der Muskulatur des posterioren Paarkammbereiches im Schwanz. Die Breite der Aponeurosen verringert sich wieder mit dem Konvergieren des Paarkammes.

Mit dem Beginn des Unpaarkammes ändert sich die Morphologie des M. articulospinalis-Systems schlagartig: Die dort sehr schmalen Aponeurosen stehen vertikal, und die caudale Verlängerung des ventralen Sehnenastes (der dem lateralen der weiter anterior stehenden Sehnen entspricht) formt eine horizontale Wand, die das posteriore Sehnenende bildet (Abb. 46C). Die Sehnen zeigen eine myoseptumähnliche Struktur, die sie fast bis zum Schwanzende beibehalten. Das posteriore Ende der Sehnen liegt der horizontalen Wand der jeweils folgenden Sehne auf.

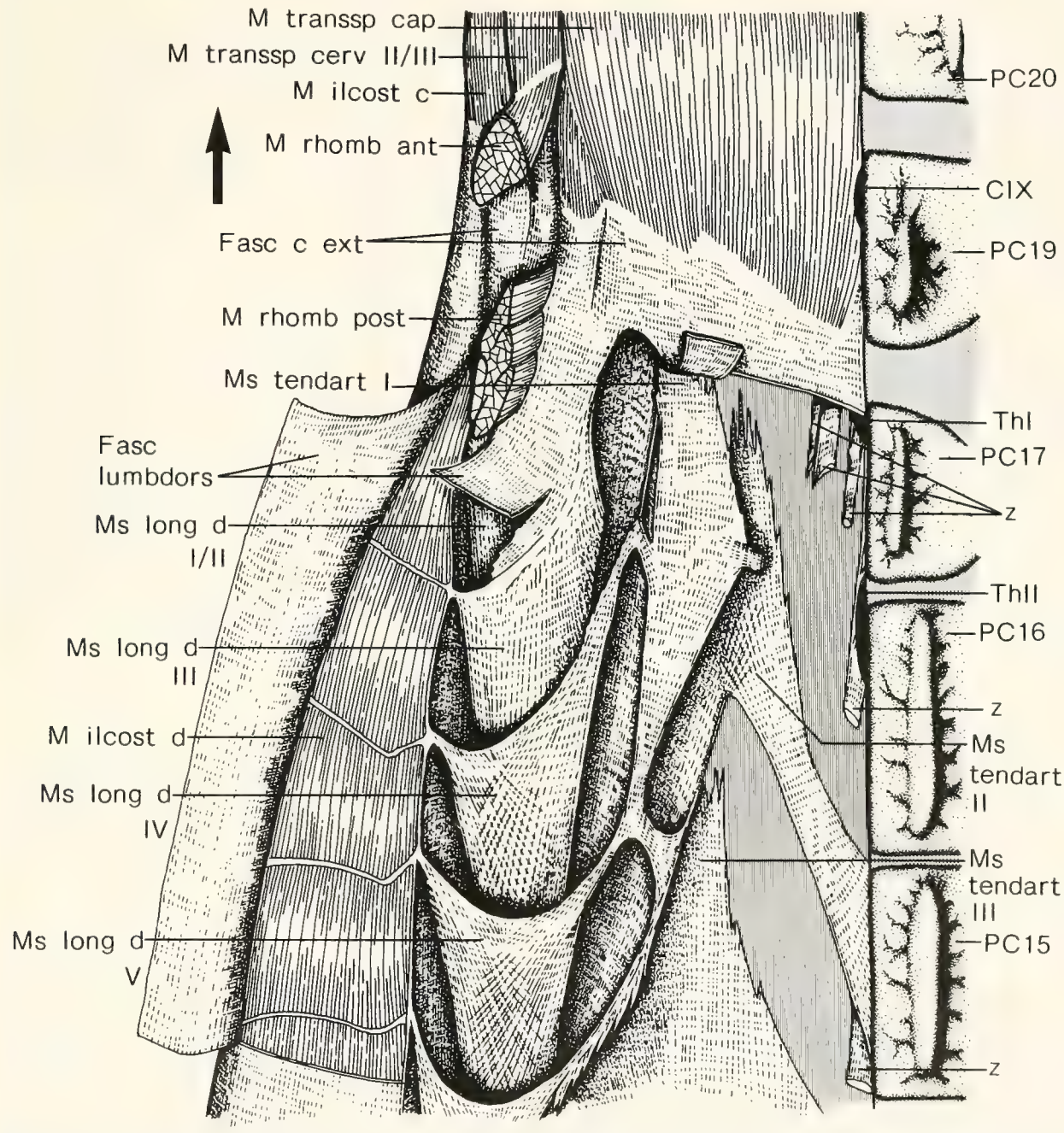


Abb. 47. *Alligator mississippiensis*; Situs des Übergangsbereiches von der Halsmuskulatur zur epaxialen Rumpfmuskulatur (linke Körperseite). Die Fascia lumbodorsalis ist zur Seite geklappt, die Loge des ersten Myoseptum des M. longissimus ist eröffnet und die Sehnen der drei medianen epaxialen Muskelsysteme sind ebenso wie die Muskelfasern der epaxialen Systeme entfernt. Die schraffierte Fläche kennzeichnet die gemeinsame Loge des M. tendinoarticularis und den übrigen Systemen des M. transversospinalis. Man beachte, daß hier noch kein Grenzseptum ausgebildet ist und daß die Aponeurosen des M. tendinoarticularis an der Bildung des Grenzseptum zum M. longissimus beteiligt sind. Die Beziehung der Muskelsegmente zu denen der Haut und der Wirbelsäule sind ebenfalls dargestellt. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Muskelfasern des M. articulospinalis hüllen die Sehnen vollständig ein und verbinden sie miteinander. Im Rumpf-, Becken- und Schwanzwurzelbereich inserieren die profunden Faserbündel gemeinsam mit denen des M. multifidus und des M. spinalis auf den Dorsalflächen der Zygapophysen-Gelenkkapseln und der Querfortsatzbasis dazwischen. Ab dem vierten Schwanzwirbel sind diese Insertionsflächen durch ein Fettdepot belegt, das bis Ca XV nach posterior reicht (Abb. 51). In seinem Verlauf wandert das Fettdepot immer weiter mediad, so daß die ventromedialen Muskelfaserbündel des M. articulospinalis wieder die Wirbelsäule erreichen. Im Bereich des Fettdepots inserieren die Muskelfasern an dessen Fascie.

Im Übergangsbereich vom Paarkamm zum Unpaarkamm (Ca XVI bis XIX) wird das Insertionsareal des M. articulospinalis durch dasjenige des M. tendinoarticularis, M. longissimus und des M. longissimus (Pars A) zunehmend nach dorsal verschoben. Es erreicht schließlich die Lateralflächen des dorsalen Drittels der Dornfortsätze. Eine weitere Insertionsstelle bildet hier das Grenzseptum zum M. tendinoarticularis-System. Muskuläre Kontakte zu den Myomeren des M. tendinoarticularis bestehen durch seriale Öffnungen im Grenzseptum (Abb. 50; siehe Kapitel 6.7.1.4.).

Die medialen Muskelfaserbündel der M. articulospinalis-Sehnen inserieren auf den Lateralflächen der Sehnen des M. spinalis. Diese Muskelfasern lassen sich weder dem einen, noch dem anderen System eindeutig zuordnen.

Diejenigen Muskelfaserbündel, welche auf dem Ende der Sehnen des Dorsum und Sacrum entspringen, verbinden das posteromediad gerichtete Ende je einer M. articulospinalis-Sehne mit dem anterolaterad gerichteten Ende einer M. spinalis-Sehne und zeigen in ihrem Verlauf dieselbe Torsion wie die zugehörige M. articulospinalis-Sehne. Da auch die Sehne des M. spinalis, an deren Ende diese Muskelfasern inserieren, gleichsinnig tordiert ist, ergibt sich vom Ursprung der M. articulospinalis-Sehne bis zum Ursprung der M. spinalis-Sehne ein ganzer Spiralumgang. Die längsten so entstandenen Spiralzüge befinden sich im Lumbalbereich und erstrecken sich über zehn Segmente. Die Sehne des dritten Schwanzwirbels ist die letzte, an der eine Spiralstruktur eben noch zu erkennen ist.

Einige profunde Faserbündel, die die Kapseln der Zygapophysen-Gelenke miteinander verbinden, sind von den tiefen Bündeln des M. articulospinalis-Systems (Mm. interarticulares superiores, GASC 1981) nicht eindeutig abtrennbar.

6.7.1.4. Musculus tendinoarticularis-System

Synonyme: Spinalis dorsi (partim) (MECKEL 1828, CUVIER 1835); M. longissimus dorsi externus (HAIR 1868); M. tendino-articularis (VALLOIS 1922, FREY 1982); M. tendinoarticularis (GASC 1981).

6.7.1.4.1. Der M. tendinoarticularis dorsi (Abb. 47-48, 50, 52)

Ursprung: bei Th II an der Fascia lumbodorsalis, den Gürtelligamenten des PC 17 und der Spitze des Dornfortsatzes von Th II, bei den folgenden Rumpfsegmenten ausschließlich auf den Gürtelligament-Arealen links und rechts der Grenze zwischen der parasagittalen und der lateralen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes.

Ansatz: ab Th I an den Basen der Processus transversi und den dazwischenliegenden Arcus neuralis-Bereichen, sowie am Grenzseptum zum M. longissimus, in Höhe von Th I außerdem an der End-Aponeurose des M. transversospinalis capitis, ab Th V auch am Grenzseptum zum M. articulospinalis.

Gliederung: segmental durch Myosepten, die nach cranial gerichtet sind.

Das M. tendinoarticularis-System entspringt im Thoracal-, Lumbal- und Sacralbereich auf dem Areal lateral und medial der longitudinalen Suturen zwischen den beiden Schuppenlängsreihen einer Paravertebralschildhälfte. Die Reihe der Kiele auf den Schuppen der beiden Längsreihen markiert die Grenze des Systems. Die dermalen Ursprünge der M. tendinoarticularis-Myosepten - mit Ausnahme der ersten drei - befinden sich ausschließlich an den Gürtelligamenten und damit auf derselben Ebene wie die der benachbarten M. longissimus-Myosepten. Die posteromediad gerichteten Ursprungssehnen treten in diesen Ligamenten in Kontakt mit den lateralen Ursprungssehnen des M. articulospinalis.

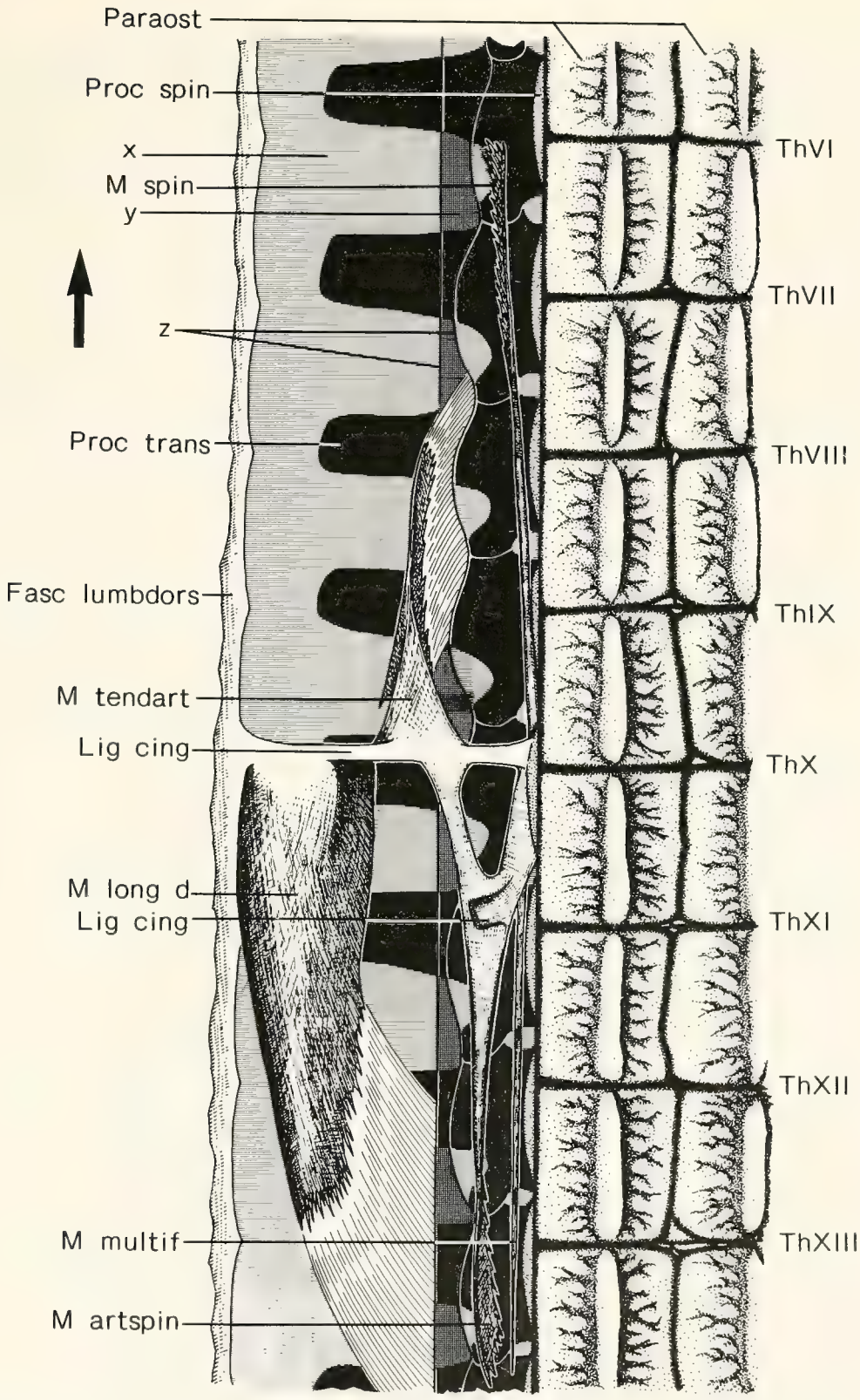


Abb. 48. *Alligator mississippiensis*; Bau des Sehnenskeletts der epaxialen Muskulatur im Dorsum (linke Körperhälfte) und ihr Bezug zu den Segmenten des Rückenpanzers (rechte Körperhälfte) und der Wirbelsäule in Dorsalansicht. Die Rippen sind weggelassen, die Loge der epaxialen Muskulatur ist dunkel gerastert (x) und alle Muskelfasern sind bis auf die marginalen und terminalen der M. longissimus- und der M. tendinoarticularis-Sehnen entfernt. Das Insertionsareal des M. tendinoarticularis ist durch eine dunklere Schraffur hervorgehoben (z). Man beachte die Insertionslinien der beiden Grenzsepten (y), die die Insertion des M. tendinoarticularis einfassen, den Ursprung aller Myosepten und Sehnen am Ligamentum cingulatum und die alterierende Richtung der einzelnen epaxialen Muskelsysteme. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Das erste Myoseptum des M. tendinoarticularis entspringt auf dem internen Blatt der Fascia lumbodorsalis medial des Ursprunges des dritten M. longissimus-Myoseptum (Abb. 47). Medial ist der fascielle Ursprung des ersten M. tendinoarticularis-Myoseptum in ein nach posteromedial gerichtetes starkes Ligament verlängert, das sowohl an der Spitze des Dornfortsatzes von Th II befestigt ist als auch am Gürtelligament des Paravertebralschildes. Das Ligament ist mit seinen dorsalen Collagenfaserbündeln an der Fascia lumbodorsalis befestigt. Ein nach posterolateral abzweigender Ast der Aponeurose des ersten M. tendinoarticularis-Myoseptum verbindet sich mit der anteromediad gerichteten Ursprungssehne des vierten M. longissimus-Myoseptum.

Das erste M. tendinoarticularis-Myoseptum zieht vom Gürtelligament des PC 17 über eine Segmentlänge nach cranial und hat, von dorsal gesehen, die Gestalt eines Dreiecks (Abb. 47). Muskelfaserbündel, die an der anterior weisenden Spitze und an der Ventralfläche des Myoseptum entspringen, inserieren auf der Endsehne des M. transversospinalis cervicis (Pars I). Die Muskelfasern, die auf der Dorsalfläche des Myoseptum entspringen, setzen am internen Blatt der Fascia lumbodorsalis an. Die auf dem medialen Teil der Myoseptumfläche entspringenden Faserbündel strahlen in die Muskelfasern der ersten M. articulospinalis-Sehne ein.

Das erste M. tendinoarticularis-Myoseptum ist überlagert von der terminalen Sehne des M. transversospinalis capitis, deren caudales Ende in ein dünnes Fascienblatt ausläuft, welches sich in lateraler Richtung ausbreitet und in die mediale Ursprungssehne des vierten M. longissimus-Myoseptum übergeht.

Der Bau des zweiten Myoseptum des M. tendinoarticularis entspricht dem des ersten (Abb. 47); es ist an der Fusionsstelle der flächig ausgebildeten Ursprungssehnen jedoch breiter und erstreckt sich über zwei Segmente nach anterior. Das anteriore Ende des Myoseptum ist gegen die Ursprungsebene von dorsomediad nach ventrolateral tordiert. Seine lateralen Faserbündel bilden eine laterale, annähernd vertikal gestellte Wand, die unter der lateralen Ursprungssehne weiterzieht und in die mediale Seitenwand des sechsten M. longissimus-Myoseptum übergeht.

Durch Collagenfaserbündel, die aus der longitudinalen Mittellinie des Myoseptum nach posterior ausbiegen und in den anterioren Rand des sechsten M. longissimus-Myoseptum einstrahlen, entsteht auf der Dorsalfläche des zweiten M. tendinoarticularis-Myoseptum ein Dreieck, dessen Spitze nach anterior weist.

Die lateralen Collagenfaserzüge des Myoseptum unterqueren die nach medial gekippte Wand des fünften M. longissimus-Myoseptum in anteriorer Richtung und verbinden sich mit den ventrolateralen Collagenfaserbündeln der lateralen Ursprungs-Aponeurose des ersten M. tendinoarticularis-Myoseptum, das an dieser Stelle in anteriorer Richtung etwas ausgedehnt ist.

Der caudale Rand des zweiten M. tendinoarticularis-Myoseptum ist in Höhe des dritten Thoracalwirbels am zugehörigen Gürtelligament befestigt. Die mediale Ursprungssehne des Myoseptum ist unter dem Kiel der medianen Schuppe des PC 15 festgewachsen.

Die Muskelfasern, die am medialen Rand des zweiten M. tendinoarticularis-Myoseptum entspringen, laufen in anteromedialer Richtung und inserieren mit denen des medial benachbarten Myoseptum an den seitlich zusammengedrückten Sehnen des M. articulospinalis-Systems. Ein Grenzseptum zwischen dem M. tendinoarticularis und dem M. articulospinalis ist im Bereich der beiden cranialen Myosepten nicht vorhanden. Es entsteht erst am dritten M. tendinoarticularis-Myoseptum: Dort, wo die mediale Ursprungssehne in das sehr langgestreckt dreieckige Dorsalaraeal des Myoseptum mündet, zweigen Collagenfaserbündel in posteroventraler Richtung ab. Sie bilden ein dünnes, aber kräftiges Ligament, das an seinem anterioren dorsalen Rand in ein Septum übergeht, das entlang der lateralen Ränder der Zygapophysen-Gelenkkapseln und auf den Arcus neurales befestigt ist (vgl. Abb. 48, 50).

Das Grenzseptum, das mit seinen längsten ventralen Fasern an den Processus articularis caudalis des zweiten Thoracalwirbels zieht, erreicht im Bereich der Th V bis VIII nicht die superficiellen Schichten des M. tendinoarticularis und M. articulospinalis. Es trennt die beiden Muskelsysteme in diesem Bereich also nur unvollständig.

Auch die folgenden fünf Myosepten sind - wie das dritte - über ein posteroventral aus der Myosepten-Unterfläche abzweigendes Ligament mit der dorsalen Kante des Grenzseptum verwachsen, das umso mehr an Höhe zunimmt, je weiter posterior die Myosepten stehen. Durch die so entstehenden Lücken zwischen Grenzseptum-Oberkante und dem medialen Rand der M. tendinoarticularis-Myosepten treten oberflächliche Muskelfaserbündel in anteromedialer Richtung mit den Sehnen des M. articulospinalis in Kontakt.

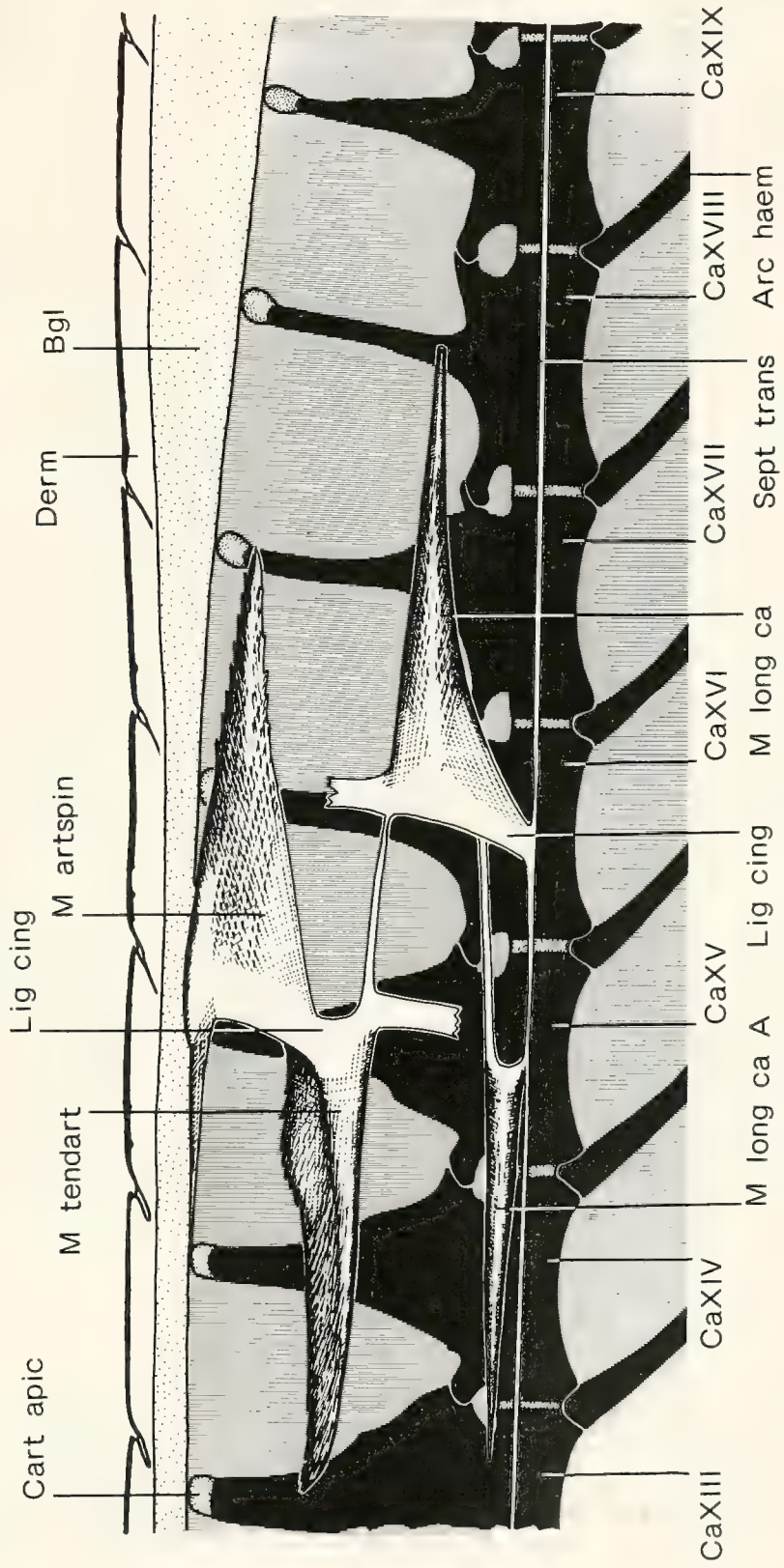


Abb. 49. *Alligator mississippiensis*; Lateralansicht des epaxialen Myoseptum-Komplexes am fünfzehneten Caudalsegment (linke Körperseite) und sein Bezug zu den vertebralen und dermalen Segmenten. Man beachte, daß der M. multifidus und der M. spinalis verschwunden sind. Die kuppelartige Ausdehnung des M. spinalis-Myoseptum ist ebenso bemerkenswert wie die Verschiebung des M. longissimus um ein Segment nach posterior und das Entstehen einer Bindegewebsleiste (punktiert) dorsal der Dornfortsätze. Die Muskelfasern sind entfernt, das interspinale Septum ist gerastert. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Erst am neunten Thoracalwirbel ist das Septum entlang der Mittellinie zwischen den lateralen Kanten und den Kielen der parasagittalen Schuppenlängsreihe angeheftet. Ab da bleiben nur noch kleine Fenster unmittelbar unterhalb der Mündung des medialen Astes der Ursprungssehne in die Oberflächen-Aponeurosen der M. tendinoarticularis-Myosepten als Muskelfaserdurchtritte offen (Abb. 45, 50).

Die Myosepten des M. tendinoarticularis nehmen ab Th IX rasch an Größe zu und haben bereits beim elften Thoracalwirbel ihre maximale Größe erreicht. Die laterale Kante der dreieckigen Oberflächen-Aponeurosen, die schon ab dem dritten Myoseptum sehr markant ausgeprägt ist, überragt mit der zunehmenden Größe der Myosepten die Ansatzlinien der vertikal stehenden lateralen Myoseptum-Wand beträchtlich (Abb. 50, 52B). Der laterale Rand der Oberflächen-Aponeurose und die Anheftlinie der lateralen Myoseptum-Wand laufen parallel zueinander. Während die Myoseptum-Seitenwände im anterioren Thoracalbereich bis Th X und im Bereich der Th XIV bis XVII (= posteriorer Lumbal- und Sacralbereich) rechtwinklig zur Dorsal-Aponeurose nach ventral weisen, biegen diejenigen der dazwischenliegenden Myosepten dicht unter ihrem Ansatz nach lateral um, sodaß ein treppenartiger Absatz zur Lateralkante der Oberflächen-Aponeurose entsteht (Abb. 52C). Erst im Verlauf über ein Segment in anteriorer Richtung schwenken die lateralen Myoseptum-Wände in eine vertikale Position.

Die in anteroventraler Richtung verlaufenden Sehnen behalten ab dem dritten Myoseptum ihre vertikale Lage in der Muskulatur bei. Sie erstrecken sich im Lumbalbereich über maximal 2 1/4 Segmente nach cranial. Das anteriore Sehnenende erscheint zerschlissen, seine Collagenfasern divergieren zu einem fächerartigen Gebilde (Abb. 52B). Die ventralen Collagenfaserbündel dieses Fächers biegen in ihrem anterioren Bereich nach anteromedial um, so daß der am weitesten anterior gelegene Teil des Myoseptum fast wieder die Horizontalebene erreicht. In seinem Verlauf über zwei Segmente bildet jedes Myoseptum der Th XI bis XIII einen vollen Spiralumgang, die übrigen (außer den Myosepten 1 bis 4) je einen halben. Jede der Myoseptumsehnen verläuft medial der lateralen Myoseptum-Wand unter der Dorsal-Aponeurose des unmittelbar vor ihm liegenden Myoseptum. Die anterioren Sehnenfächer liegen jedoch serial hintereinander, wobei die anterodorsale Kante des einen so dicht hinter der posteroventralen des nächst anterior gelegenen Fächers zu liegen kommt, daß nur noch ein enger Spalt dazwischen klafft. Alle Sehnen liegen frei in der Muskulatur. Keine von ihnen inseriert am Achsenskelett. Die Collagenfasern in den Myosepten verlaufen in longitudinaler Richtung, wobei sie von den Ursprüngen zum Sehnenende konvergieren. Die Collagenfaserbündel der Oberflächen-Aponeurosen sind wesentlich stärker als diejenigen der Myoseptum-Seitenwände.

Die Muskelfasern der Myomere entspringen auf der gesamten Myoseptum-Oberfläche in einem sehr spitzen Winkel (vgl. Kapitel 6.7.2.: M. longissimus). Die lateralen und medialen sowie die ursprungsfernen dorsalen Muskelfaserbündel inserieren im selben Winkel an den benachbarten Myosepten, bzw. am lateralen und medialen Grenzseptum. Die ursprungsnahen dorsalen Faserbündel inserieren am Unterhaut-Bindegewebe. Die muskuläre Verbindung zu den M. articulospinalis-Sehnen wurde bereits besprochen. Die ventralen und anterioren Muskelfaserbündel inserieren in der Bucht ventral der Zygapophysen-Gelenke und auf den Basen der Processus transversi. Einzelne Muskelfasern verbinden die Zygapophysen-Gelenkkapseln miteinander. Die profunden, longitudinal verlaufenden Faserbündel des M. tendinoarticularis bilden eine homogene Muskelmasse.

6.7.1.4.2. Der M. tendinoarticularis caudae (Abb. 46, 48, 50, 52)

Ursprung: bis Ca VIII wie beim M. tendinoarticularis dorsi, ab dann unter den Doppelkamm-Schuppen, im Unpaarkamm-Bereich unter der obersten lateralen Schuppenlängsreihe bis zur Schwanzspitze.

Ansatz: Grenzsepten zum M. longissimus caudae und zum M. articulospinalis, bei Ca I wie beim M. tendinoarticularis dorsi, von Ca II bis XIV: Bindegewebshülle eines intramuskulären Fettkörpers, ab Ca XV: Dorsalfläche der Zygapophysen-Gelenkkapseln und der Neuralbögen.

Gliederung: segmental durch nach cranial gerichtete Myosepten.

Die Ursprungslinie der Myosepten-Aponeurosen verläuft auch in der Caudalregion des Krokodilkörpers zunächst auf den Suturen zwischen den Schuppen der medialen und der zweiten

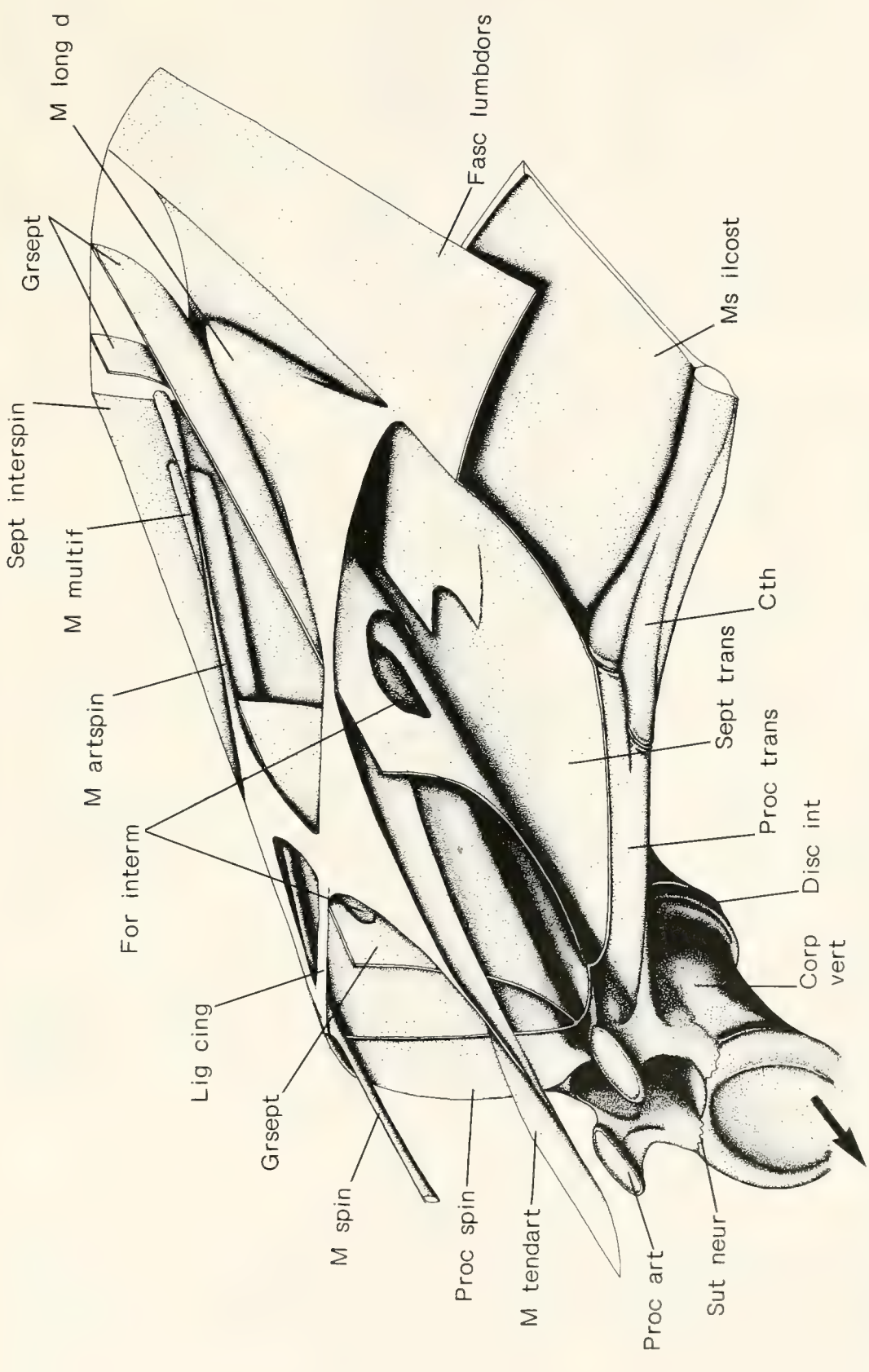


Abb. 50. *Alligator mississippiensis*; Schematische räumliche Darstellung eines thoracalen Myoseptum-Komplexes der linken epaxialen Muskulatur, von anterodorsolateral gesehen. Die nach anterior gerichtete Sehne des M. spinalis ist abgesetzt. Man beachte die Foramina in den beiden Grenzsepten, (For interm) durch die Muskelfasern hindurchziehen. Das mediale Grenzseptum ist zum Teil entfernt, um den Blick auf die Sehnen der medialen posterior gerichteten Muskelsysteme freizugeben. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3.

Längsreihe des Paravertebralschildes. Ab Ca VIII biegt die Ursprungslinie nach ventrolateral um und verläuft dann genau unter den Kielen der Doppelkamm-Schuppen weiter bis zum Beginn des Unpaarkammes (vgl. Abb. 49, 51). Im Bereich des Unpaarkammes befindet sich die Ursprungslinie des M. tendinoarticularis-Systems unter der Schuppenlängsreihe ventral der Kammschuppen.

Während die Muskelfasern des ersten caudalen M. tendinoarticularis-Myoseptum noch die Basen der Processus transversi und die Zygapophysen-Kapseln erreichen, verlieren die der Myosepten 2 bis 14 jeden Kontakt zum Achsenskelett (Abb. 46A, B). Sie inserieren statt dessen auf der Bindegewebshülle des Fettkörpers und den Grenzsepten zu den Nachbarsystemen bzw. sind mit deren Muskelfaserbündeln verflochten (Abb. 51). Ab Ca XV erreichen die ventralen medialen Faserbündel die Schwanzwirbelsäule an den Dorsalflächen der Zygapophysen-Gelenkkapseln und der Neuralbögen. Die Insertionsebene verschiebt sich bis zum anterioren Ende des Unpaarkammes weiter nach dorsal auf die Lateralflächen der Dornfortsätze bis fast zum Schwanzende (Abb. 46C). Auch die Grenzsepten dienen als Insertionsareale für die Myomere des M. tendinoarticularis-Systems. Nach anteromedial gerichtete Faserbündel, die im ursprungsnahen, medialen Bereich der M. tendinoarticularis-Myosepten entspringen, strahlen in die Muskelmasse des M. articulospinalis ein und gewinnen so Kontakt zu dessen Sehnen.

Bereits über dem Sacrum verschmälert sich die Loge des M. tendinoarticularis beträchtlich. Dabei nähert sich das laterale Grenzseptum des Muskels dem medialen an, das seine Insertionsebene über die Reihe der Zygapophysen-Gelenkkapseln hinweg beibehält (Abb. 45B). In dem Maße, wie die Myosepten des M. longissimus an Umfang zunehmen, werden diejenigen des M. tendinoarticularis kleiner.

Ab Ca I verwächst das laterale Grenzseptum in der Tiefe mit dem medialen. Es entsteht ein im Querschnitt Y-förmiges Gebilde, dessen unterer Schenkel nach ventromedial weist. Bis Ca III wird das Verwachsungsareal der beiden Grenzsepten bei gleichzeitiger Verengung der M. tendinoarticularis-Loge zunehmend höher (Abb. 46A). Ab Ca III ist die Oberflächen-Aponeurose des Systems so schmal, daß sie wie eine Auftreibung der anterolaterad gerichteten Ursprungs-Aponeurose des M. articulospinalis wirkt (Abb. 51). Eine Torsion der Sehnen ist schon in Höhe des zweiten Schwanzwirbels nicht mehr gegeben.

Die M. tendinoarticularis-Myosepten erreichen beim zweiten Schwanzwirbel gerade noch die Länge eines Segments, beim dritten sogar nur noch ein Viertel davon. Beim vierten bis achten Schwanzwirbel entspricht die Länge eines Myoseptum wieder einer Segmentlänge.

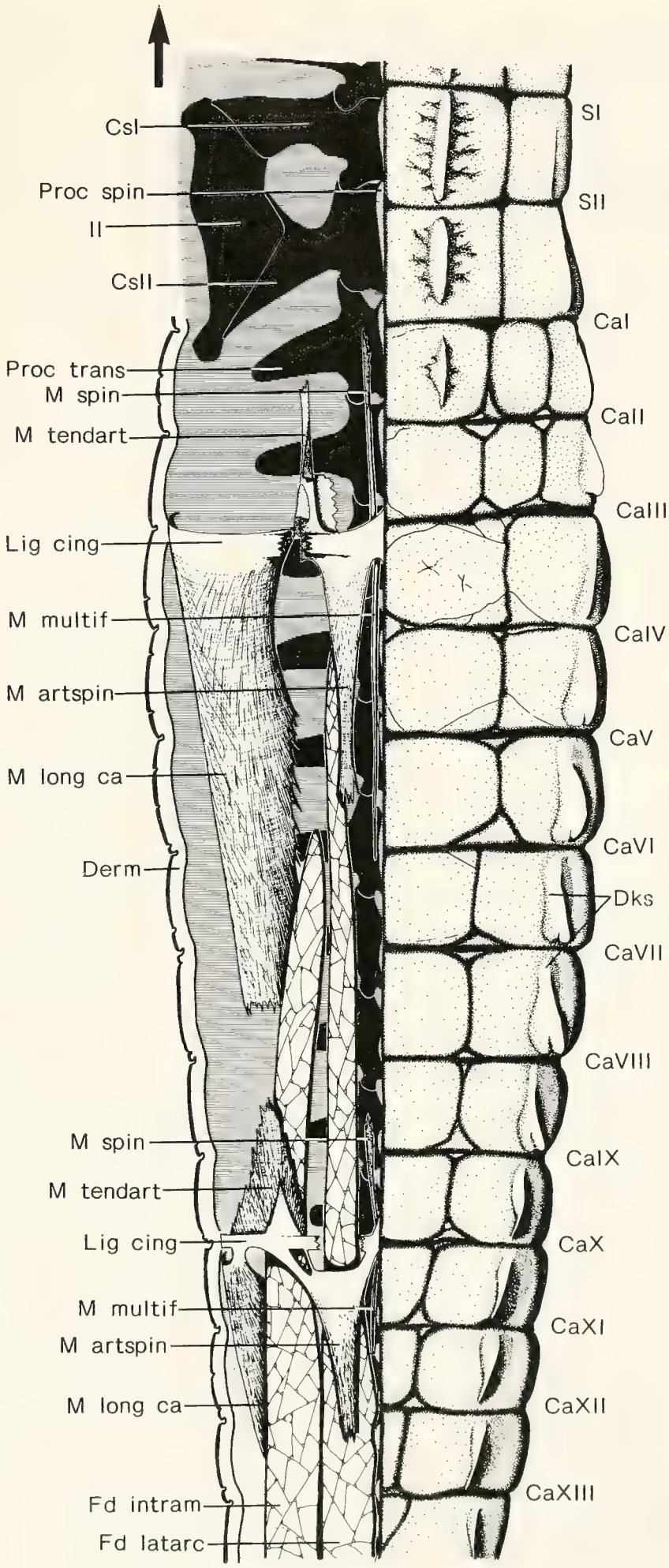
Im Bereich der Ca II bis VIII besitzt der M. tendinoarticularis keine eigene, von den Nachbarsystemen abgesetzte Loge; die beiden Grenzsepten sind bis zu ihrem dorsalen Rand vollständig verwachsen. Ventral der reduzierten, horizontal liegenden Myosepten ist der dorsale Rand des Septum nach ventral flach eingebuchtet und erlaubt so die muskuläre Verbindung zu den Nachbarsystemen.

Ab Ca V werden die verwachsenen Grenzsepten durch einen Fettwulst nach medial abgedrängt (Abb. 46A, B, 51). Je größer der Umfang des Fettwulstes wird (bei Ca VI bis X), desto weiter rückt das M. tendinoarticularis-System nach ventrolateral.

Im Bereich des Fettwulstes ist die Verbindungs-Aponeurose zwischen der lateralen Ursprungs-Aponeurose des M. tendinoarticularis und der medialen des M. longissimus zu einer flachen, horizontalen Sehne rückgebildet. Ab Ca VIII verbreitert sich der posteriore Rand der M. tendinoarticularis-Aponeurosen mit dem Kleinerwerden der M. longissimus-Myomere wieder nach lateral. Auch die Länge der M. tendinoarticularis-Myosepten nimmt wieder zu.

Abb. 51. (nebenstehend). *Alligator mississippiensis*; Dorsalansicht der Myoseptum-Komplexe der Schwanzsegmente III und IX (linke Körperseite) und ihres Bezuges zur vertebralen und dermalen Segmentierung (rechte Schwanzhälfte). Alle anderen Myosepten und alle Muskelfasern sind entfernt. Man beachte die beiden longitudinalen Fettdepots (Fd) und die enorme Vergrößerung des caudalen M. longissimus-Myoseptum III bei gleichzeitiger Reduktion des zugeordneten M. tendinoarticularis-Myoseptum. Ebenfalls zu erkennen sind die Sehnen des M. multifidus, des M. spinalis und des M. articulospinalis, sowie die Verschiebung des M. tendinoarticularis nach lateral im IX. Caudalsegment. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Abb. 51.


Csl
Proc spin
II
CsII
Proc trans
M spin
M tendart
Lig cing
M multif
M artspin
M long ca
Derm
M spin
M tendart
Lig cing
M multif
M artspin
M long ca
Fd intram
Fd latarc
SI
SII
CaI
CaII
CaIII
CaIV
CaV
CaVI
Dks
CaVII
CaVIII
CaIX
CaX
CaXI
CaXII
CaXIII

Gleichzeitig kippen sie von der horizontalen Position in eine schräg von dorsomedial nach ventrolateral gerichtete. Der Winkel der Aponeurosen-Fläche gegen die Horizontale beträgt bei Ca X ca. 45°, nimmt aber nach posterior weiter zu, bis er 90° erreicht.

Das laterospinale Fettlager in der Tiefe des M. tendinoarticularis-Systems endet in Höhe des fünfzehnten Schwanzwirbels (vgl. Kapitel 6.11.). Das Myoseptum dieses Schwanzsegmentes und aller folgenden zeigt dasselbe Bauprinzip wie die M. tendinoarticularis-Myosepten des Dorsum und Sacrum. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die superficiellen Aponeurosen hier vertikal stehen und daß die jetzt horizontal stehenden Myoseptum-Wände dicht unterzhalb des dorsalen Randes der einzelnen Aponeurosen angeheftet sind (was den medialen Rändern der Dorsum-Myosepten entspräche; Abb. 49). Die M. tendinoarticularis-Myosepten ab Ca XV sind also gegen die des Dorsum und Sacrum um 90° verstellt und bezüglich ihrer Längsachse invers. Die cranialen Sehnenenden der posterioren M. tendinoarticularis-Myosepten des Schwanzes sind nicht nach ventromedial gebogen wie die im Rumpf, sondern nach medial. Eine Torsion der Sehnen ist nicht feststellbar.

Die dreieckige Oberflächen-Aponeurose der Myosepten ab Ca XV entsteht aus zwei Collagenfaserscharen: Die eine Schar strahlt aus dem lateralen Ursprung der zugeordneten M. articulospinalis-Sehnen kommend in anteroventrolateraler Richtung in die M. tendinoarticularis-Myosepten ein, die andere aus den dorsalen Ursprungssehnen der M. longissimus-Myosepten in dorsoanteromedialer Richtung. Die beiden Faserscharen kreuzen sich im Winkel von ca. 90° (Abb. 52D) und richten sich - konzentriert auf den lateralen Rand der Myosepten - in der Longitudinalen aus. Eine derartige Verstärkung des lateralen Randes der Myosepten ist bereits in Höhe des neunten Schwanzwirbels angedeutet und verstärkt sich bei den folgenden Myosepten rasch. Aus der häutig bleibenden Fläche entsteht die für das fünfzehnte Caudal-Myoseptum und die folgenden beschriebene horizontale Wand, die in die dorsoventral zusammengedrückte Endsehne übergeht und zwei Segmente übergreift. Die verschmolzenen Grenzsepten bleiben auch im posterioren Schwanzbereich in der dorsalen Position.

Das dorsale Grenzseptum des M. tendinoarticularis dreht sich im Verlauf des Schwanzes in die Horizontale und bildet eine fast vollständige Abgrenzung zum M. articulospinalis-System (Abb. 46B, C). Die posteriore Verlängerung der medialen bzw. dorsalen Myoseptum-Wände des M. tendinoarticularis sind maßgeblich an der Bildung dieses Grenzseptum beteiligt. Posterior der Stelle, an der die lateralen Äste der M. articulospinalis-Sehnen entspringen, ist das Grenzseptum zum M. tendinoarticularis tief ausgerandet und erlaubt eine ähnliche muskuläre Verbindung der beiden Systeme wie in Rumpf und Sacrum (vgl. Abb. 50). Im Bereich der Ca XI bis XIII sind die dermalen Ursprünge des M. tendinoarticularis-Systems um ein halbes Segment gegen diejenigen des M. articulospinalis-Systems nach posterior versetzt.

Ventral kommuniziert das M. tendinoarticularis-System in höchst eigenartiger Weise mit dem M. longissimus: Ab Ca VII ist der dermale Ursprung der M. tendinoarticularis-Myosepten bezüglich des Ursprunges der zugeordneten M. longissimus-Myosepten um knapp ein halbes Segment nach anterior verschoben. Diese Verschiebung steigert sich bei den posterior folgenden Myosepten des M. tendinoarticularis und beläuft sich bei Ca XIV auf die Länge eines ganzen Segmentes (Abb. 49). Zwangsläufig verlängert sich dabei die Verbindungssehne zwischen den Myosepten der beiden Muskelsysteme entsprechend und bildet quasi ein sekundäres Grenzseptum, das ihre Myomere trennt. Während die Verbindungssehne bis zum M. tendinoarticularis-Myoseptum des zehnten Schwanzsegments als annähernd horizontal liegende Aponeurose in das Myoseptum übergeht, dreht sie sich bei den folgenden immer weiter in die Vertikale. Dabei ziehen die Verbindungssehnen unter die lateral überstehenden Oberflächen-Aponeurosen der M. tendinoarticularis-Myosepten und verwachsen über ein kurzes Stück mit deren Ventralfläche nahe dem lateralen Rand der Myosepten.

Bei Ca XIV besteht eine feste Verwachsung zwischen dem M. longissimus-Myoseptum und der Verbindungssehne zum M. tendinoarticularis. Am Myoseptum des Ca XV erreicht die longitudinale Verwachsungslinie der Verbindungssehne mit der internen Fläche der dreieckigen Oberflächen-Aponeurose fast die Länge eines Segmentes. Das anteriore Ende der Verbindungssehne bildet zusammen mit der dorsalen Wand des Myoseptum eine Tasche, die das anteriore Sehnenende des posterior folgenden Myoseptum aufnimmt. In der Tiefe verknüpfen sich die Verbindungssehnen zu einem niedrigen, annähernd horizontal verlaufenden Septum, das die tiefen Muskelfaserbündel der Systeme M. longissimus und M. tendinoarticularis voneinander trennt.

Durch das Einschalten des M. longissimus (Pars A)-Systems ergibt sich ab Ca XI eine zunehmende Verschiebung des M. tendinoarticularis-Systems nach dorsal (Abb. 46A, B,

50). Dabei werden die Ursprungs-Aponeurosen der M. tendinoarticularis-Myosepten sukzessive wieder schmäler. Ihre Konstruktion ändert sich jedoch bis zum Schwanzende nicht mehr.

6.7.2. Musculus longissimus-System

Synonyme: M. longissimus dorsi (MECKEL 1828, CUVIER 1835, OWEN 1866); M. longissimus dorsi (partim) (HAIR 1868); M. longissimus (VALLOIS 1922, GASC 1981, FREY 1982).

6.7.2.1. M. longissimus dorsi (Abb. 47-48, 50, 52A)

Ursprung: in Höhe des C IX: dorsale Kante des M. iliocostalis cervicis, posteriorer Kopf des M. rhomboideus, superficielle und zentrale Fasern des M. transversospinalis cervicis (Partes II und III) und internes Blatt der Fascia cervicalis; in Höhe des Th I: Insertionssehne des M. transversospinalis capitis (Pars lateralis), Fascia lumbodorsalis, laterale Fasern des M. transversospinalis cervicis (Partes II und III) und Grenzsepten zum M. iliocostalis dorsi und zum M. tendinoarticularis; in Höhe der Th II und III: Grenzsepten zu den Nachbarmuskeln, Fascia lumbodorsalis und Ligamenta cingulata unter der lateralen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes; ab Th IV: Ligamenta cingulata der lateralen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes.
Ansatz: ab C IX: Dorsalflächen der Processus transversi, Septum transversum und Grenzsepten zu den Nachbarsystemen.
Gliederung: segmentale, konische, nach caudal gerichtete Myomere.

Der M. longissimus bildet eine große segmentierte Muskelsäule, die vom Niveau des neunten Halswirbels bis zum letzten Schwanzwirbel zieht. Die Segmentierung ist an konischen, posterior konvergierenden Myosepten zu erkennen, die später beschrieben werden. Die Muskelfasern des Systems sind - wie diejenigen des M. tendinoarticularis - weiß.

Die beiden anterioren Myosepten (Abb. 47) weichen in ihrem Bau so stark von den anderen ab, daß sie gesondert beschrieben werden müssen: Das erste Myoseptum des M. longissimus ist unter dem anterioren Drittel der Suprascapula zu finden und vollständig vom zweiten Myoseptum bedeckt. Die anteriore dorsale Fläche der Ursprungs-Aponeurosis des ersten Myoseptum dient den posterioren Muskelfasern des posterioren M. rhomboideus-Kopfes als Insertionsfläche. Der laterale Teil des Myoseptum geht in Höhe des neunten Halswirbels in die Dorsalkante des M. iliocostalis cervicis über und gewinnt so Kontakt zum internen Blatt der Halsfascie. Der mediale Myoseptum-Schenkel verbindet sich gewinnt so Kontakt zum internen Blatt der Halsfascie. Der mediale Myoseptum-Schenkel verbindet sich mit demjenigen des zweiten M. longissimus-Myoseptum. Er dient als gewinnt so Kontakt zum internen Blatt der Halsfascie. Der mediale Myoseptum-Schenkel verbindet sich mit demjenigen des zweiten M. longissimus-Myoseptum. Er dient als mit demjenigen des zweiten M. longissimus-Myoseptum. Er dient als Insertionsstelle für die superficiellen Fasern des M. transversospinalis cervicis (Partes II/III). Die zentralen Faserbündel dieser beiden Halsmuskelteile, insbesondere die des M. transversospinalis cervicis (Pars III), inserieren an der Innenfläche des ersten Myoseptum.

Auch das zweite Myoseptum des M. longissimus (Abb. 47) steht in enger Beziehung zu Komponenten der Halsmuskulatur. Der breite mediale Schenkel des zweiten Myoseptum zieht von posterolateral nach anterodorsal. Sein medialer Abschnitt geht in die Insertionssehne des lateralen M. transversospinalis capitis-Teiles und die Fascia lumbodorsalis über. Der ventromediale Teil des medialen Myoseptum-Schenkels bildet die Insertionssehne für die lateralen Fasern der M. transversospinalis cervicis (Partes II/III), sowie für die dorsalen des M. iliocostalis. Der laterale Schenkel des zweiten M. longissimus-Myoseptum bildet in seinem anterioren Bereich das Grenzseptum zum M. iliocostalis und ist an der Innenseite der Fascia lumbodorsalis befestigt. Das zweite Myoseptum des M. longissimus überdeckt das erste vollständig. Der Raum zwischen den beiden Myosepten ist mit Muskelfasern ausgefüllt, die dem ersten Myomer des M. longissimus entsprechen.

Die folgenden Myosepten des Dorsum zeigen alle dasselbe Bauprinzip und dieselbe topographische Position innnerhalb der epaxialen Muskulatur (vgl. Abb. 45, 48, 50, 52A). Die Myosepten 3 und 4 entspringen an der internen Fläche des laterodorsalen Bereiches der Fascia lumbodorsalis, wobei das terminale Ende der Ansatzsehne des M.

transversospinalis capitis in die mediale Ursprungssehne des vierten M. longissimus-Myoseptum übergeht. Ab Myoseptum 5 bildet das Ligamentum cingulatum das Ursprungsareal. Der Ursprung des fünften M. longissimus-Myoseptum und aller folgenden bis zum Beginn der Schwanzwirbelsäule beschränkt sich dabei jedoch auf das Areal unter der lateralen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes. Hier entspringen die Myosepten mit ihren dorsalen Anteilen, die von oben gesehen eine dreieckige Aponeurosis mit nach posterior konvergierenden Rändern bilden. Die konische Gestalt der Myosepten kommt dadurch zustande, daß der mediale und laterale Rand der superficiellen Myosepten-Areale steil nach ventromedial umbiegt. Die so entstandenen Seitenwände konvergieren nach caudal und vereinigen sich schließlich zu einer vertikal stehenden doppellagigen Sehne, deren Querschnitt schräg von dorsolateral nach ventromedial ausgerichtet ist.

Die laterale Wand der Myosepten geht anterior in das Septum transversum über, das den M. longissimus lateral und ventral begrenzt (Abb. 50). Dort, wo die Myoseptum-Wand ins Septum transversum mündet, befindet sich ein voluminöser Bindegewebsknoten, an dessen Bildung außerdem noch das laterale Ende des Ligamentum cingulatum und die Dorsalkante des knorpeligen Myoseptum des M. iliocostalis dorsi beteiligt ist (vgl. Abb. 53, 55).

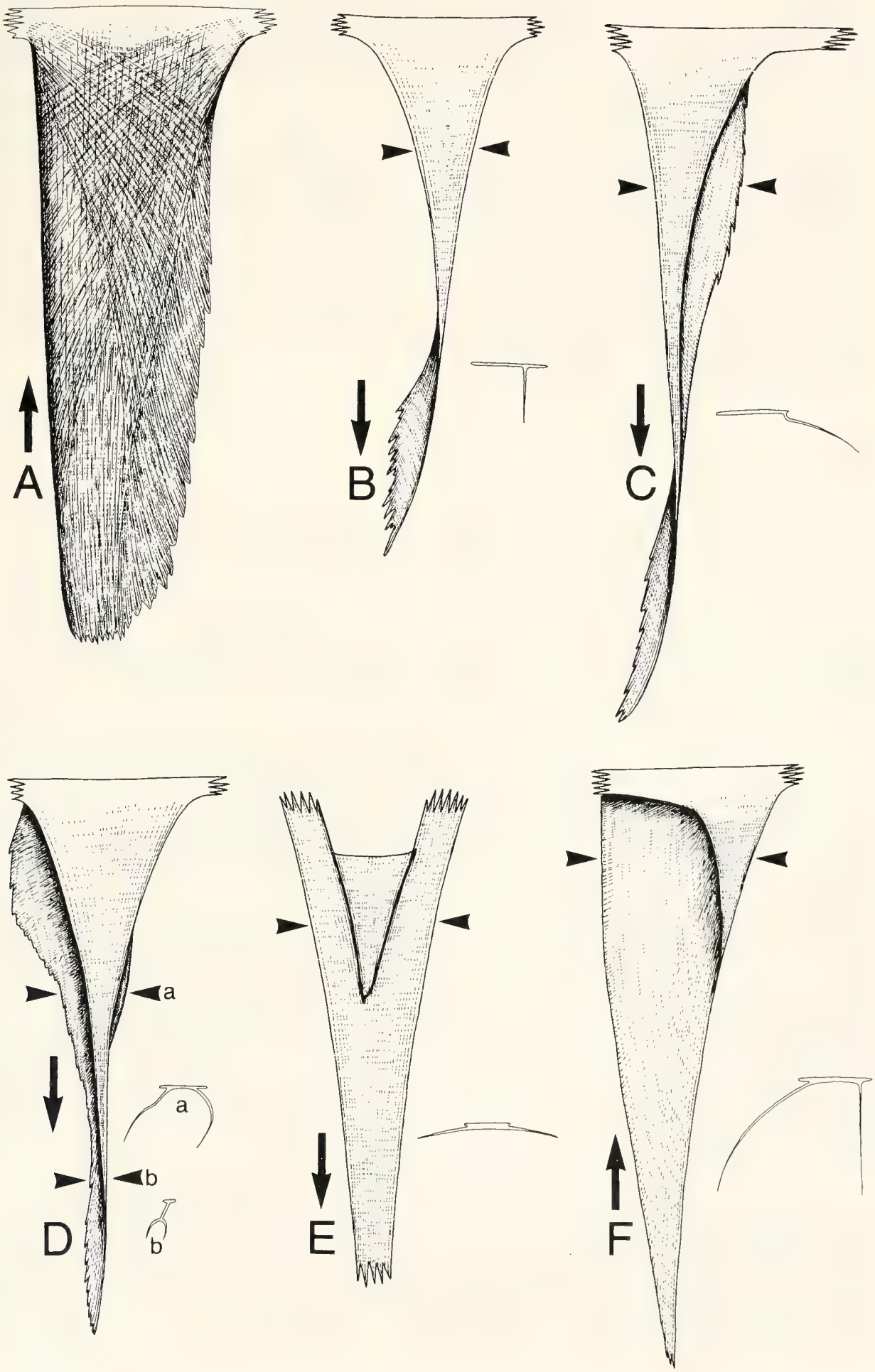
Die mediale Wand der M. longissimus-Myosepten ist über ihren anterioren ventralen Rand mit dem Septum transversum verwachsen. Der anteriore mediale Teil der Myoseptum-Wände des M. longissimus bilden gemeinsam ein vertikalstehendes, leicht von dorsolateral nach ventromedial geneigtes Grenzseptum zum M. tendinoarticularis (Abb. 45A, B, 50). Der dorsale Abschnitt der medialen Kegelwand geht unmittelbar in den lateralen Schenkel der Ursprungs-Aponeurosis der M. tendinoarticularis-Myosepten über, indem er nach medial umbiegt. Zwischen dem dorsalen Rand des ventralen Teiles der medialen Myoseptum-Wand und dem ventralen des dorsalen Teiles entsteht eine Lücke im Grenzseptum, durch die der M. longissimus mit dem M. tendinoarticularis über Muskelfaserbündel in Verbindung tritt.

Die ventralen Ränder der Myoseptum-Seitenwände verlieren posterior der dermalen und septalen Ursprungsstellen - die alle in einer transversalen Ebene liegen - jeden Kontakt zum Septum transversum. Die Myoseptum-Konen sind also unvollständig und ventral offen. Anterior zeigen sie einen abgerundet trapezförmigen, posterior einen lateral zusammengedrückten Querschnitt (Abb. 45). Im Sacralbereich nimmt der anteriore Querschnitt die Gestalt eines langgestreckten, abgerundeten Dreieckes an, dessen Spitze nach ventromedial gerichtet ist. Gleichzeitig jedoch nehmen die Myoseptum-Kegel an Umfang ab und kippen in eine mehr laterale Lage.

Die unkompletten Myoseptum-Konen des M. longissimus sind serial hintereinandergeschaltet, wobei die einzelnen Muskelkonen tief ineinanderstecken. Daher bleibt die Ursprungs-Aponeurose nur über ein Segment sichtbar. Insgesamt aber erstrecken sich die Myosepten des Dorsum über 3 1/2 Segmentlängen (Abb. 48, 50). Das erste Myoseptum erreicht etwa zwei, das zweite etwa 2 3/4 Segmentlängen.

Abb. 52. (nebenstehend) *Alligator mississippiensis*; Collagenfaserverlauf in den Myosepten der epaxialen Muskelsysteme und deren Morphologie in Dorsalansicht. In B bis F sind die Querschnitte der Myosepten dargestellt; die Schnittstelle ist mit Pfeilen markiert. - A: Collagenfaserverlauf in einem Myoseptum des M. longissimus in der Lumbalregion. Man beachte die drei Verlaufsrichtungen der Fasern, die sich gitterförmig überlagern. - B: Die im Querschnitt T-förmige Sehne des dem Sacralwirbel II zugeordneten Myomer des M. tendinoarticularis. Man beachte die Torsion der Sehne. - C: Sehne des M. tendinoarticularis aus der posterioren Thoracalregion. Man beachte die treppenartig abgesetzte laterale Sehnendilatation und die Torsion. - D: Sehne des M. tendinoarticularis aus der posterioren Doppelkammregion des Schwanzes. Man beachte die geringe Torsion und die myoseptenähnliche Gestalt der Sehne im Querschnitt. - E: Sehne des M. tendinoarticularis des Sacralsegmentes II (Ausschnitt). Man beachte die dreieckige Aussteifung der Ursprungs-Aponeurose. - F: Aponeurose aus der V1-Serie des M. ilioischiocaudalis aus dem posterioren Doppelkammbereich des Schwanzes. Man beachte die U-förmige Gestalt der Aponeurosis und die asymmetrische Versteifung ihres ursprungsnahen Teils. Geschweifte Pfeile weisen nach cranial.

Abb. 52.



Auf dem Myoseptum sind neben longitudinal verlaufenden, starken Collagenfaserbündeln auch zwei Gruppen von schräg verlaufenden Faserscharen zu erkennen. Die eine der beiden Faserscharen entspringt vom lateralen Ursprung und läuft von dort in posteromedialer Richtung über das Myoseptum. Die zweite Faserschar strahlt vom medialen Ursprungsbereich in posterolateraler Richtung über das Myoseptum aus. Die Fasern der drei verschiedenen Scharen kreuzen sich auf der dorsalen Myoseptum-Oberfläche (Abb. 52A).

Die Myosepten sind untereinander durch Muskelfasern verbunden, die auf dem genannten Collagenfasernetz inserieren. Der Insertionswinkel, gegen das Myoseptum gemessen, ist sehr flach ($<10^0$). Er nimmt geringfügig ab, je weiter posterior die Muskelfasern auf dem Myoseptum inserieren. Die terminalen Faserbündel der einzelnen Myomere verschmelzen zu einem gemeinsamen Längsstrang, der durch die Spitzen der proximal offenen Myosepten zieht (vgl. Abb. 45, 46).

Ab C IX inserieren die ventralen Faserzüge des M. longissimus in ihrer Gesamtheit auf den distalen Dorsalflächen der Processus transversi und dem Septum transversum. Einige von ihnen verlaufen ausschließlich zwischen jeweils zwei Processus transversi, sind aber nicht eindeutig aus den anderen ventralen Faserbündeln des M. longissimus zu isolieren (Mm. intertransversarii: VALLOIS 1922, FREY 1982).

6.7.2.2. M. longissimus caudae (Abb. 46, 49, 51)

Ursprung: bis Ca III: Ligamenta cingulata der lateralen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes und die Grenzsepten zu den Nachbarmuskeln; ab Ca III weitet sich das Ursprungsareal auf die dritte Schuppenlängsreihe und den lateralen Teil der parasagittalen aus, beschränkt sich in den distalen Schwanzpartien jedoch auf die dritte Längsreihe von der Sagittallinie aus gezählt.

Ansatz: Septum transversum, Dorsalfäche der Processus transversi und lateroarcuales Fettlager, bei Ca III und IV auch die Basen der Processus articulares, ab Ca XI vom Septum transversum durch den M. longissimus caudae (Pars A) verdrängt, inseriert dann immer mehr auf den Basen der Dornfortsätze und den Zygapophysen-Gelenkkapseln.

Gliederung: in konische, nach caudal gerichtete Myomere.

Die Verschiebung des M. longissimus in eine laterodorsale Position, die im Sacralbereich bereits angedeutet ist, verstärkt sich im Schwanzwurzelbereich. Schon ab Ca I wölbt sich der superficielle Anteil der Myosepten extrem nach lateral. Bei Ca III erreichen die M. longissimus-Konen ihren größten Querschnitt. Ihr dermaler Ursprung breitet sich auf den lateralen Teil der medialen und auf die dritte Schuppenlängsreihe aus. Auch die Länge der Myosepten nimmt zu: So erstreckt sich das Myoseptum des Schwanzsegments III über etwa fünf Segmente.

Die Insertionsflächen der erweiterten M. longissimus-Konen sind entsprechend ausgeweitet: Die Muskelfasern setzen auf dem Septum transversum, das lateral über die Processus transversi der basalen Schwanzwirbel hinausragt, und auf der gesamten dorsalen Fläche der Processus transversi an, wobei die am weitesten medial gelegenen Muskelfasern sogar die Basis der Processus articulares erreichen (Abb. 46A). Auch intertransversale Faserzüge sind identifizierbar (Mm. intertransversarii: VALLOIS 1922, FREY 1982), aber nicht isolierbar.

Posterior des Ca III nehmen Querschnitt und Länge der Myosepten kontinuierlich ab (Abb. 46B, C). Die Myomere gelangen allmählich in eine laterale Position und erstrecken sich ab Ca XII nur noch über zwei Segmente. Die Ursprungs-Aponeurosen der Myosepten nehmen eine dreieckige Gestalt an, sind aber im Gegensatz zu denen des Rumpfes vertikal gestellt und entspringen an den beiden Schuppenlängsreihen ventral der Schuppen des Paarkammes. Die im posterioren Bereich der Myosepten ausgebildete flache Sehne ist von ventrolateral nach posterodorsal geneigt. Jedes der posterioren Myosepten des Schwanzes ist über Muskelfasern mit dem Septum transversum, den Dorsalflächen der Processus transversi und den ventralen Teilen der Zygapophysen-Gelenkkapseln verbunden. Die Ursprünge der Myosepten am Septum transversum und am posteroventralen Ast der M. tendinoarticularis-Ursprungssehne bleiben bis zum Schwanzende erhalten. Die ventromedialen Muskelfasern inserieren auf der Hüllfascie des lateroarcualen Fettlagers (vgl. Kapitel 6.11.; Abb. 51).

6.7.2.3. Das M. longissimus (Pars A)-System (Abb. 46B, C, 49)

Ursprung: Gürtelligamente der dritten Schuppenlängsreihe ab Ca XI.
Ansatz: M. longissimus-Myosepten ab Ca XI, Septum transversum und laterale Flächen der Arcus neurales bis zur Schwanzspitze.
Gliederung: segmental durch nach cranial weisende Myosepten.

Der Beginn des M. longissimus (Pars A)-Systems markiert den ersten Schwanzwirbel ohne Processus transversus. Das Muskelsystem schaltet sich ab Ca XI ventral des M. longissimus ein. Die craniad gerichteten, dorsoventral abgeplatteten Sehnen des M. longissimus (Pars A)-Systems entspringen auf der internen Fläche der Ursprungs-Aponeurose eines M. longissimus-Myoseptum und zwar ihrem ventralen Rande genähert. Das M. longissimus (Pars A)-System stellt also die craniad verlängerten Myoseptum-Wände der M. longissimus-Myosepten dar. Sie werden von den Ursprüngen der M. longissimus-Myosepten am Septum transversum in dorsoventraler Richtung überquert.

Etwa ab Ca XV ist an den bis dahin einfach gebauten, horizontal in der Muskulatur liegenden M. longissimus (Pars A)-Sehnen eine lateral orientierte, langgestreckt dreieckige und sehr schmale Aponeurosis entwickelt, die sich nach posterior verbreitert und an ihrem ventralen Rand nach medial umbiegt. Auf diese Weise entsteht ein kegelförmiges Myoseptum, dessen ventrale Wand Kontakt zum Septum transversum gewinnt und das von seiner Gestalt her den Myosepten des M. longissimus frappierend ähnelt (Abb. 46B, C). Es erstreckt sich über zwei Segmente.

6.7.2.4. M. longissimus und M. longissimus (Pars A) im weiteren Verlauf des Schwanzes

Obwohl der M. longissimus durch die immer breiter werdenden Myosepten des M. longissimus (Pars A) vom Septum transversum nach dorsal verdrängt wird, behalten die ventralen Äste seiner Myosepten ihre Ursprünge am Septum bei. Das bedeutet, daß die Collagenfasern an den ventralen Kanten der M. longissimus-Myosepten in immer steilerem Winkel auf das Septum transversum zulaufen. Der segmentale Bezug des Systems bleibt gewahrt.

Etwa ab Ca XX, wo der M. longissimus (Pars A) dieselbe Größe erreicht wie der M. longissimus, beträgt der Winkel der ventralen Ursprünge der M. longissimus-Myosepten 90^0 zum Septum transversum. Die Myosepten verschmelzen mit den Gürtelligamenten, die den Aponeurosen des M. longissimus (Pars A) als Ursprung dienen.

Die Enden der M. longissimus (Pars A)-Sehnen sind, wie die des M. longissimus, von ventrolateral nach dorsomedial gegen die Horizontalebene geneigt (Abb. 46C). Die Verbindung der M. longissimus (Pars A)-Myosepten durch Muskelfasern erfolgt in der für den M. longissimus beschriebenen Weise. Auch zwischen dem M. longissimus und dem M. longissimus (Pars A) bestehen muskuläre Verbindungen über Faserbündel, die von den dorsalen Myoseptum-Flanken des M. longissimus (Pars A) in anterodorsaler Richtung an die ventralen Flanken der M. longissimus-Myosepten ziehen.

Durch das größerwerdende M. longissimus (Pars A)-System verschiebt sich die Insertionsfläche des M. longissimus weit nach dorsal. Sie umfaßt schließlich die Zygapophysen-Gelenkkapseln, die dorsolateralen Flächen der Neuralbögen und die Dornfortsatzbasis (Abb. 46B, C). Die Insertionsfläche des M. longissimus (Pars A)-Systems dagegen verläuft über die dorsalen Aspekte der Arcus-Seitenflächen und die Basen der Processus articulares (Abb. 46C).

6.7.3. Musculus iliocostalis dorsi (Abb. 53, 55-56)

Synonyme: Sacrolumbalis (BUTTMANN 1826); M. sacro-lumbalis (CUVIER 1835, OWEN 1866); Mm. intercostales externi (partim), M. longissimus dorsi (MECKEL 1828); M. iliocostalis (FÜRBRINGER 1876, GADOW 1882, GASC 1981); M. sacro-spinalis (HOFFMANN 1890); M. ileo-costalis (MAURER 1896); M. iliocostalis dorsi (VALLOIS 1922).
Ursprung: Fascia lumbodorsalis, Lateralkante der lateralen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes.

Ansatz: vertebrocostale Segmente aller Thoracalrippen, Processus uncinati, Lateralteil des Septum transversum, Vorderhorn des Ilium.
Gliederung: segmental durch sehr derbe faserknorpelige Myosepten, im Lumbal teil: gefaltete Myosepten.

Der M. iliocostalis dorsi ist die posteriore Verlängerung des M. iliocostalis cervicis (vgl. Kapitel 6.1.6.). Seine Faserbündel verbinden die vertebrocostalen Rippensegmente miteinander. Der durch Myosepten gegliederte, sehnenfreie, aber bindegewebsreiche Muskel konvergiert posterior. Er überspannt die Lumbalregion des Rumpfes frei, teilt sich dort in zwei übereinanderliegende Portionen und inseriert mit einer starken Sehne am Vorderhorn des Ilium. In seinem Verlauf über den Rumpf nach caudal tordiert der Muskel von einer vertikalen Position in eine horizontale.

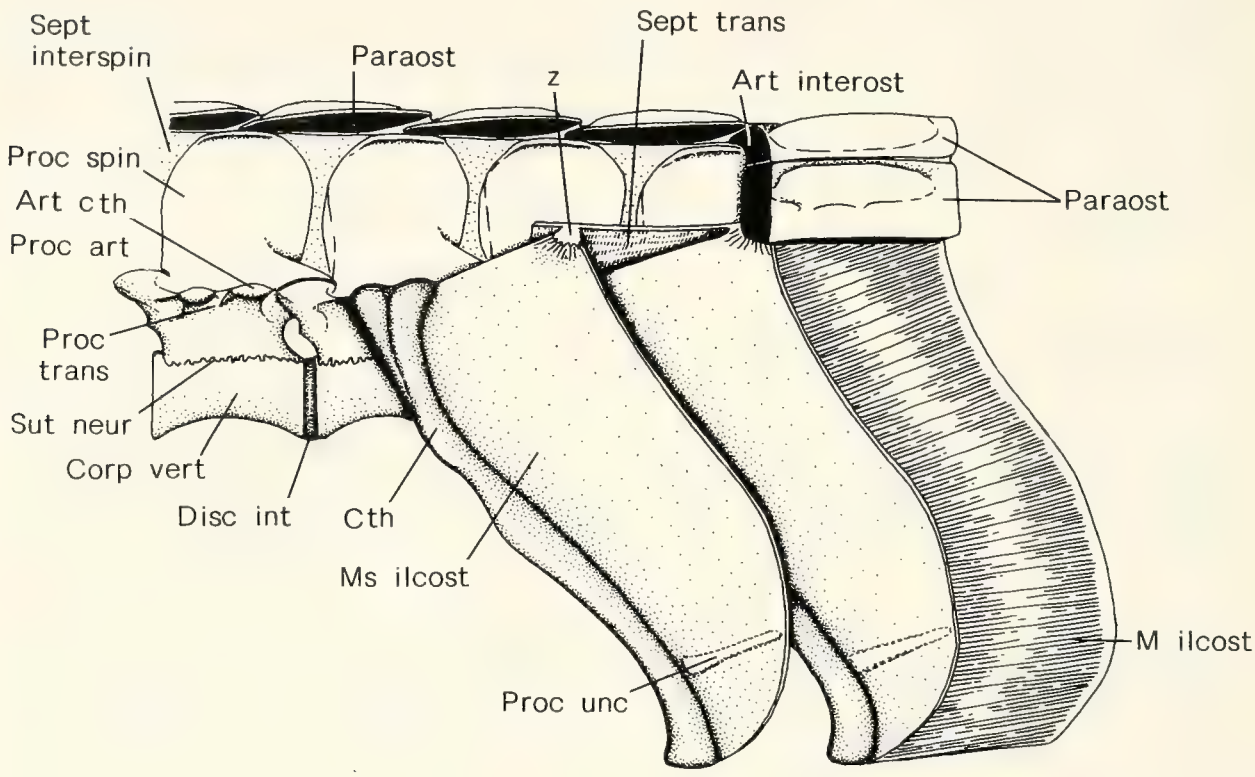


Abb. 53. *Alligator mississippiensis*; Ausschnitt aus der linken Thoracalregion, um die Aufhängung der vertebrocostalen Rippensegmente am Paravertebralschild zu zeigen. Ebenfalls dargestellt ist die intervertebrale Position der Schuppenwirtel und der Muskelfaserverlauf eines Myomer des M. ilio-costalis, sowie die Lage der Processus uncinati in den Myosepten des Muskels. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Myosepten des M. iliocostalis im Thoracalbereich stellen nach posterolateral weisende faserknorpelige Verbreiterungen der Rippen dar, in die der knorpelige Processus uncinatus integriert ist (Abb. 53, 56). Die Inscriptiones der M. iliocostalis-Myosepten verlaufen von posteroventral nach anterodorsal. Sie biegen aber auf halber Höhe nach medial um und ziehen in einem posterior konvexen Bogen zum dorsomedialen Rand des M. iliocostalis. Dort enden die Myosepten in einem Bindegewebsknoten unterhalb der lateralen Kante des Paravertebralschildes an denjenigen Stellen, an welchen die Gürtelligamente der epaxialen Muskulatur münden (Abb. 53, 56). Auf diese Weise entsteht eine bindegewebige Verbindung des M. iliocostalis mit den lateralen Ursprüngen der M. longissimus-Myosepten und über die Gürtelligamente letztlich auch zur Wirbelsäule.

Im Lumbalbereich sind die Myosepten des M. iliocostalis stärker gefaltet, wobei im lateralen Muskelbereich eine posterior weisende Welle zu erkennen ist, im medialen Bereich eine anterior weisende. Diese Gestalt der Myosepten bleibt auch dann erhalten, wenn sich der Muskel in zwei übereinanderliegende Portionen spaltet. Der dorsomedialen Portion sind die nach cranial gewölbten Myoseptum-Teile zugeordnet, der lateroventralen

die nach caudal gewölbten. Dabei schiebt sich am dorsomedialen Rand der lateroventralen Muskelportion ein nach anterior gerichteter Bogen ein (Abb. 55).

Mit Muskelfaserbündeln und dazwischen austretenden Collagenfasern inseriert der M. iliocostalis dorsi an der derben Fascia lumbodorsalis (Abb. 55, 56). Die zu bandartigen Gruppen zusammengefaßten Collagenfaserbündel der Fascie überkreuzen die Muskelfasern des M. iliocostalis im Winkel von etwa 100° und inserieren ab Th III an der Lateralkante des Paravertebralschildes. Mit der Haut der Rumpfflanken ist die Fascia lumbodorsalis lediglich durch lockeres Bindegewebe verbunden (vgl. Abb. 55).

Mit dem Kürzerwerden der Rippen ab Th VIII konvergiert der Muskel nach posterior (Abb. 55, 56). Die kurze Rippe des neunten Thoracalwirbels dient als Ursprung für den lumbalen Abschnitt des M. iliocostalis. Nur die am weitesten medial gelegenen profunden Muskelfaserbündel setzen an den Lumbalrippen und den lateralen Kanten der Processus transversi an. Die lateralen Faserzüge der lateroventralen M. iliocostalis-Portion inserieren auf einer horizontalen Fascie, die als laterale Verlängerung des Septum transversum mit starken, transversal verlaufenden Collagenfaserbündeln unter der lateralen Kante der dorsomedialen M. iliocostalis-Portion erscheint und den M. puboischiofemoralis internus bedeckt. Die Collagenfaserbündel der Fascie laufen vom posteromedial nach anterolateral, um sich über die laterale Kante des Muskels in die anterodorsad laufenden Collagenfasern der Fascia lumbodorsalis zu verlängern. Die letzteren werden von Collagenfaserbündeln aus der Ursprungs-Aponeurose des M. obliquus externus gekreuzt. Die lateralen Muskelfasern der lumbalen M. iliocostalis-Region sind von den am weitesten nach dorsal reichenden Muskelfasern des M. obliquus abdominis externus und dessen Ursprungs-Aponeurose überlagert, an deren Internfläche sie angeheftet sind.

Die medialen Muskelfasern des M. iliocostalis inserieren an der Facies lateralis des Grenzseptum zum M. longissimus (Abb. 53, 56). Die profunden Muskelfasern besetzen fast die gesamte externe Fläche der Rippen und verbinden die faserknorpeligen Myosepten miteinander. Außerdem inserieren auf den Fascien der tiefen Intercostalmuskeln, mit denen sie sehr fest verbunden sind (Abb. 56). Die medialen Faserzüge der lateroventralen Portion vereinigen sich mit den lateralen der medialen Portion, um sehnig am Vorderhorn des Ilium zu inserieren.

6.8. Muskulatur der Rumpfwand

Ich möchte auf die Rumpfwand-Muskulatur nur soweit eingehen, wie es für das Verständnis der Biomechanik des Krokodilkörpers notwendig ist. Besonderer Wert wird auf die Kenntnis der Haut-Muskel-Verbindungen gelegt. In der Systematik und der Nomenklatur dieser Muskelgruppe beziehe ich mich auf GASC (1981).

6.8.1. Musculus obliquus abdominis externus und Musculus intercostalis externus proprius

M. obliquus abdominis externus (Abb. 54-56):

Synonyme: Oblique descendens (BUTTMANN 1826); Äußerer schiefer Bauchmuskel (MECKEL 1828); Grand oblique (CUVIER 1835); M. obliquus abdominis externus (GORSKI 1852, GADOW 1882); M. obliquus externus (STANNIUS 1856, HOFFMANN 1877-1878, 1890, FÜRBRINGER 1876); M. obliquus externus, M. obliquus internus und M. serratus (SCHNEIDER 1879); M. obliquus externus superficialis und M. obliquus externus profundus (MAURER 1896, GASC 1981); M. obliquus subcutaneus, M. obliquus externus superficialis supracostalis und M. obliquus externus profundus intercostalis (NISHI 1937).

Ursprung: Fascia lumbodorsalis, über diese am lateralen Rande des Paravertebralschildes.

Ansatz: Schultergürtel, Ventralteil des M. iliocostalis, M. rectus abdominis.

Gliederung: M. obliquus abdominis externus superficialis, M. obliquus abdominis externus profundus.

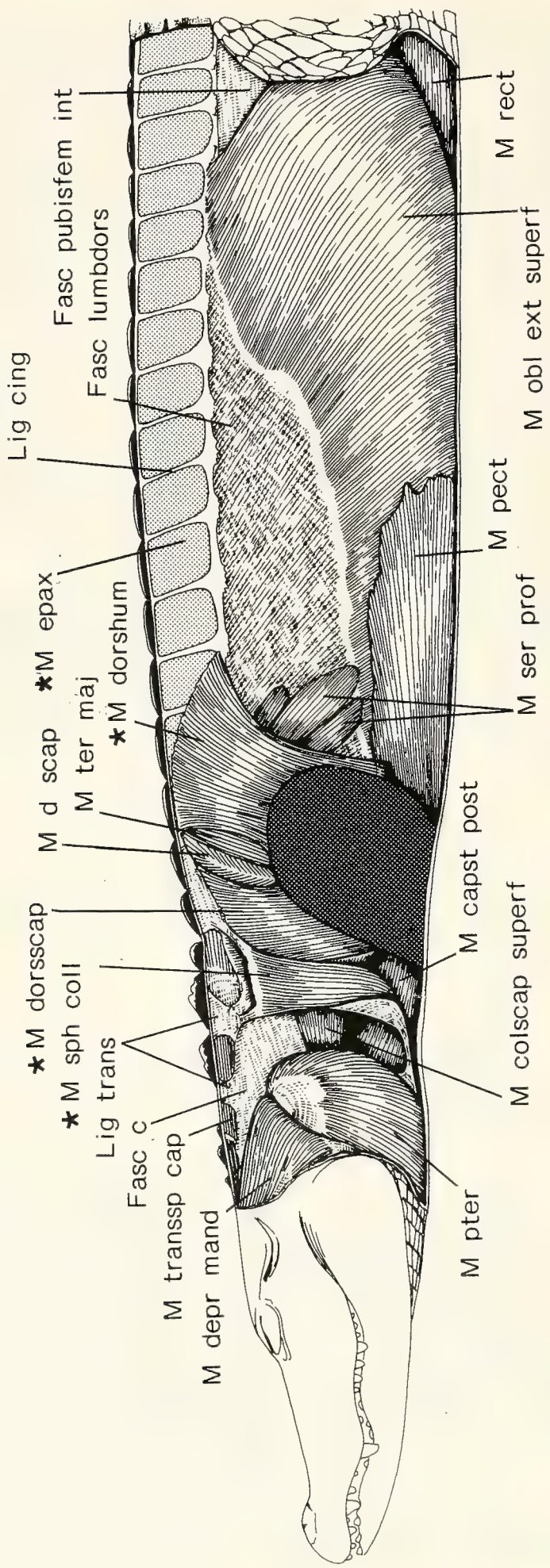


Abb. 54. *Alligator mississippiensis*; Situs der Muskulatur des Halses, der Schulter und des Rumpfstammes der linken Körperseite von lateral gesehen. Die Vorderextremität ist abgesetzt (dunkles Raster) und die epaxiale Muskulatur ist punktiert. Man beachte die stattliche Ausdehnung der Fascia lumbodorsalis, den gefiederten M. serratus und die Gürtelligamente. Muskeln mit Hautkontakt sind mit * markiert. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

M. intercostalis externus proprius (Abb. 56):

Synonyme: Intercostales (partim) (BUTTMANN 1826); Zwischenrippenmuskeln (partim) (MECKEL 1828); Intercosteaux (CUVIER 1835); Intercostales (partim) (STANNIUS 1856, SCHNEIDER 1879); Mm. intercostales (partim) (GADOW 1882); M. intercostalis externus (MAURER 1896, NISHI 1937); M. intercostalis externus proprius (GASC 1981).
Ursprung: Hinterkanten der Thoracalrippen, Fascia lumbodorsalis.
Ansatz: Vorderkanten der Thoracalrippen.

Der M. obliquus abdominis externus (superficialis et profundus) und der M. intercostalis externus proprius beschränken sich auf die laterocostalen und sternocostalen Rippensegmente. Der M. obliquus abdominis externus bedeckt die laterale Rumpfwand im hinteren thoracalen und im lumbalen Bereich vollständig als superficielle Muskellage und erreicht in seiner Verlängerung nach anterior den Schultergürtel, wobei seine dorsale Kante von posterodorsal nach anteroventral abfällt (Abb. 54). Im Thoracalbereich bedeckt er die externe Intercostalmuskulatur (Abb. 56). Seine Ursprungslinie erscheint dort gezackt. Die Muskelzacken erreichen zwischen den M. iliocostalis-Myosepten ihre größte Höhe.

Überall dort, wo der M. obliquus abdominis externus den M. iliocostalis überlagert, sind die beiden Muskeln über die Fascia lumbodorsalis fest miteinander verwachsen, wobei die M. obliquus abdominis externus-Fasern diejenigen des M. iliocostalis im Winkel von etwa 100^0 kreuzen (vgl. Kapitel 6.7.3.). Die Collagenfaserbündel der Fascia lumbodorsalis verlängern die Muskelfaserbündel des M. obliquus abdominis externus und erreichen den Rand des Paravertebralschildes, mit dem sie fest verwachsen sind. Der M. obliquus abdominis externus gewinnt auf diese Weise einen festen Kontakt zum Rückenpanzer, der über die gesamte Ausdehnung des Muskels erhalten bleibt (Abb. 54).

Der M. obliquus abdominis externus entspringt mit nur wenigen dünnen Bindegewebsfäserchen (Retinacula) an den Rippen. Zwischen der Innenfläche des Muskels und den Rippen sind Fettkörper eingelagert, die eine Verschiebung des M. obliquus abdominis externus gegen die Rippen zulassen. Seine groben, bindegewebsreichen Muskelfasern verlaufen von anterodorsal nach posteroventral (Abb. 54, 55).

Medial des M. obliquus abdominis externus profundus-Blattes liegt der M. intercostalis externus proprius, dessen Muskelfasern jeweils zwei benachbarte Rippen der Th I bis VIII miteinander verbinden (Abb. 56). Die Faserverlaufsrichtung ist identisch mit der des M. obliquus abdominis externus, gegen den der M. intercostalis externus proprius durch eine dünne Fascie abgetrennt ist. Mit seinen dorsalen Faserzügen erreicht der M. intercostalis externus proprius die interne Fläche der Fascia lumbodorsalis, über die eine Verbindung zum Paravertebralschild hergestellt wird. Die Anheftung an den anterioren, bzw. posterioren Rippenrändern erfolgt über seine dünne mediale Fascie, die zum Teil aponeurosenartig verstärkt ist.

Ansonsten treten zwischen den Fasern des M. intercostalis externus proprius und den Rippenkanten in lockeres Bindegewebe eingebettete Fettlinsen auf, die eine Verschiebung des M. intercostalis externus proprius gegen die Rippen zulassen. Die Verbindung zum M. obliquus abdominis externus ist hingegen verhältnismäßig fest.

Einige Muskelfasern am posterioren Rand der anterioren Segmente des M. intercostalis externus proprius greifen über die folgende Rippe hinweg und erreichen das nächstfolgende Muskelsegment. Am ventralen posterioren Rand dieser Faserzüge erscheinen kurze Insertions-Aponeurosen, die mit den externen Rippenflächen verwachsen sind. Durch die Abtrennung dieser akzessorischen Faserbündel von der intercostalen Hauptmasse der Muskelfasern und durch Lagen lockeren Bindegewebes bleibt die Verschieblichkeit der intercostalen M. intercostalis externus proprius-Fasern gegen die Rippen erhalten.

6.8.2. Musculus obliquus abdominis internus und Musculus intercostalis internus

M. obliquus abdominis internus (Abb. 55-56):

Synonyme: Oblique internus (BUTTMANN 1826); Petit oblique (CUVIER 1835); M. obliquus internus und M. subcostalis (STANNIUS 1856); M. obliquus internus abdominis

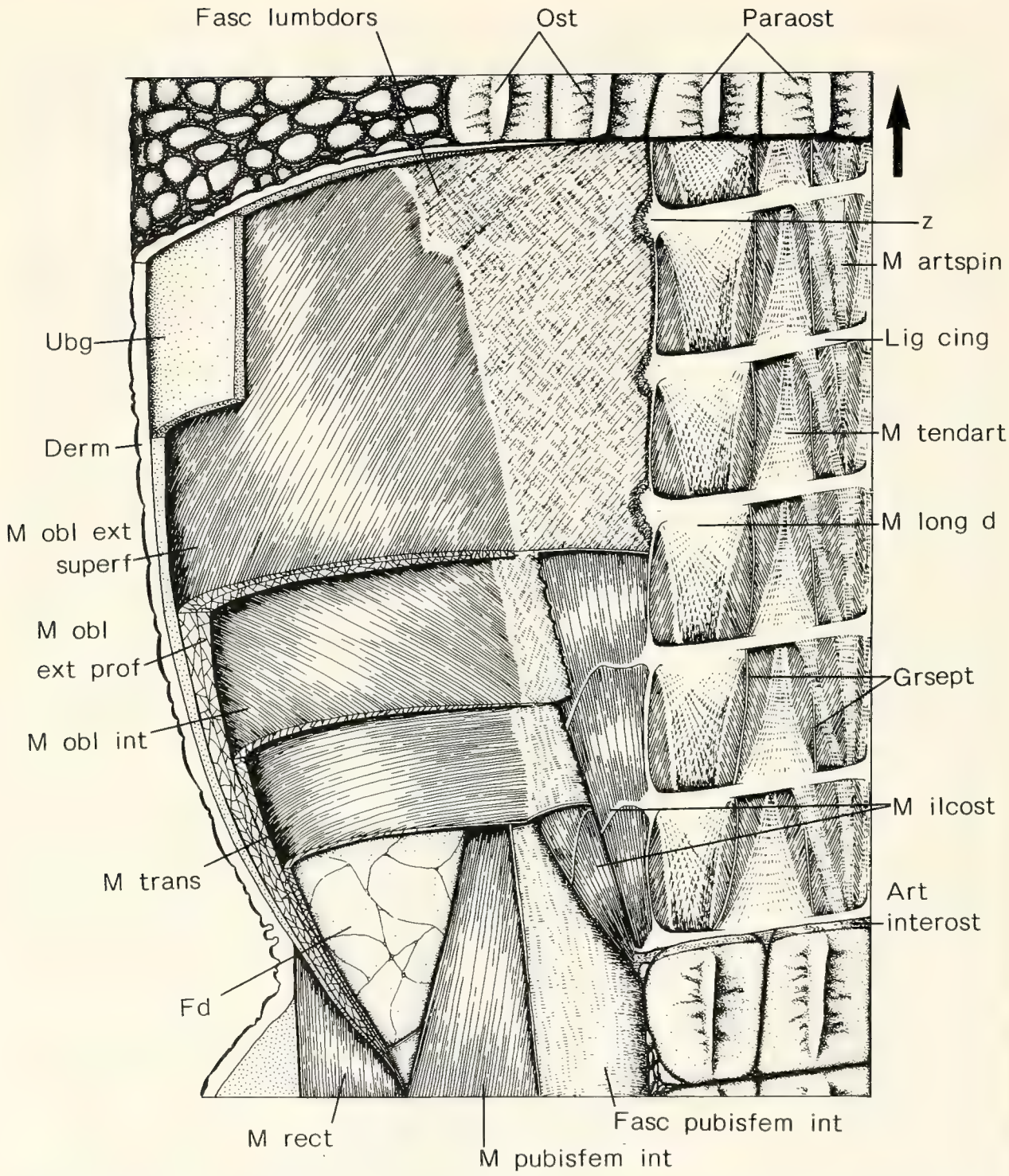


Abb. 55. *Alligator mississippiensis*; Situs der linken Lumbalmuskulatur von dorsal gesehen. Die Schichten der Rumpfwand-Muskulatur sind freigelegt. Man beachte ihre Aufhängung am lateralen Rande der zweiten Schuppenlängsreihe über die Fascia lumbodorsalis. Die Verdickungen am lateralen Ende der Gürtelligamente (z) sind die durchtrennten Aufhängeligamente der M. iliocostalis-Myosepten. Die Schuppenlängsreihen lateral des Paravertebralschildes und die Flankenhaut sind über lockeres Bindegewebe mit der Muskulatur verbunden, während die epaxialen Muskelsysteme über die Gürtelligamente und Muskelfasern direkt mit den Osteodermen der Haut fest verwachsen sind. Die Fascia lumbodorsalis über dem M. iliocostalis ist zum Teil entfernt, um dessen Segmentierung zu zeigen. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

(HOFFMANN 1877-1878); M. obliquus abdominis internus (GADOW 1882); M. obliquus internus profundus und M. intercostalis internus (NISHI 1937); M. obliquus internus (GASC 1981).

Ursprung: Fascia lumbodorsalis, über diese am Paravertebralschild, am M. iliocostalis, an der Hinterkante der achten und Ende der neunten Thoracalrippe und am dazwischenliegende Septum.

Ansatz: siehe M. obliquus abdominis externus.

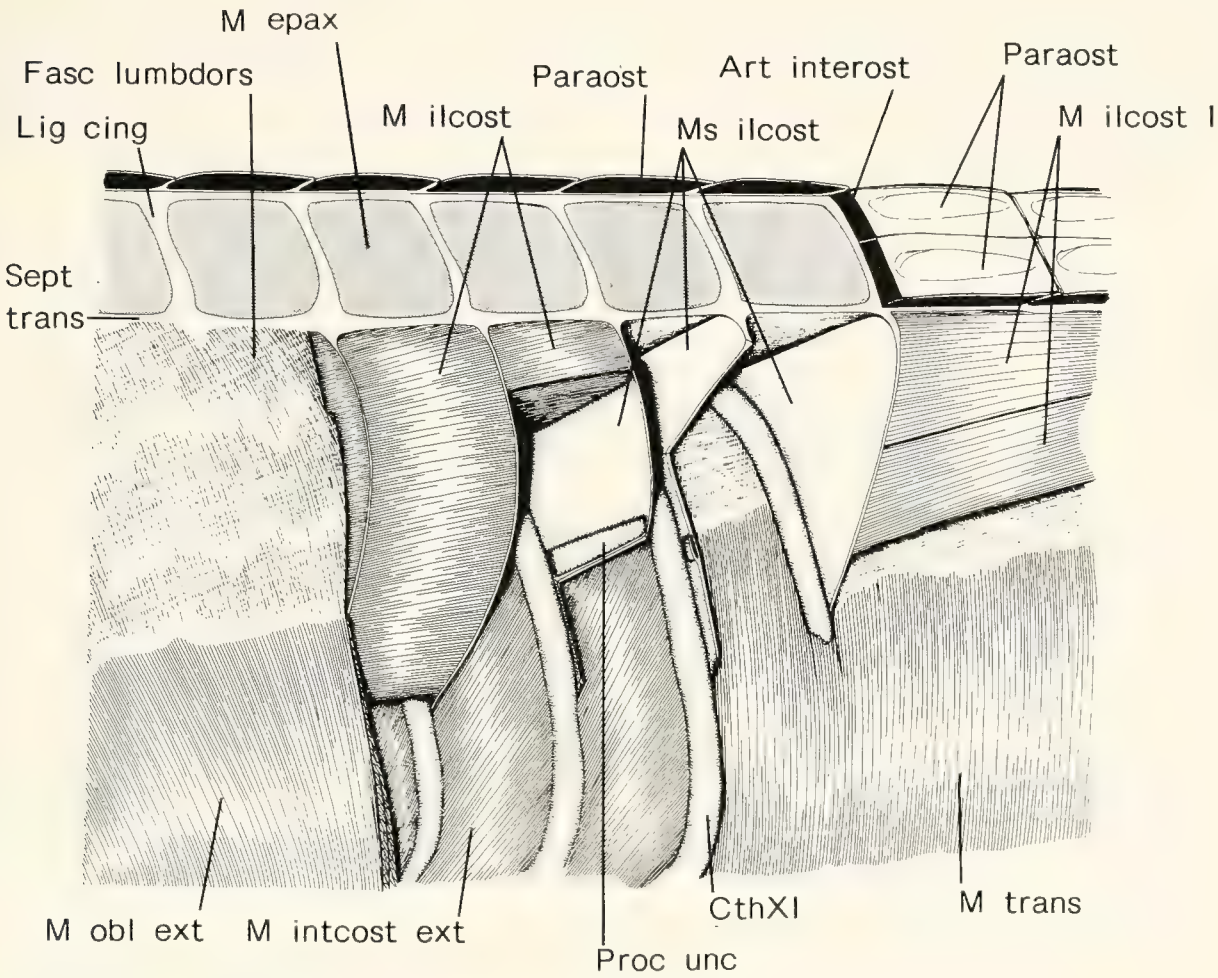


Abb. 56: *Alligator mississippiensis*; Intercostalmuskulatur der linken Körperseite in Lateralansicht (posteriore Thoracalregion). Die Mm. obliquus abdominis externus und internus mit der Fascia lumbodorsalis und der M. iliocostalis sind teilweise abpräpariert, ebenso die Myosepten des M. iliocostalis mit den eingelagerten Processus uncinati, um die Schichtung der Intercostalmuskulatur darzustellen. Die epaxiale Muskulatur ist punktiert dargestellt. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

M. intercostalis internus:

Synonyme: Intercostales (partim) (BUTTMANN 1926); Zwischenrippenmuskeln (partim) (MECKEL 1928); Intercosteaux (partim) (CUVIER 1835); Mm. intercostales (partim) (STANNIUS 1856, SCHNEIDER 1879, GADOW 1882); M. intercostalis internus (MAURER 1896, NISHI 1937, GASC 1981).

Ursprung: Hinterkante der Rippen.

Ansatz: Vorderkante der Rippen, Lateralfläche des Sternum.

Der ausgesprochen dünne M. obliquus abdominis internus mit seinen groben, aber bindegewebsarmen Fasern, die von posterodorsal nach anteroventral laufen, ist aus der Literatur hinreichend bekannt. Über die Fascia lumbodorsalis, auf deren lateraler Kante der M. obliquus abdominis internus im Lumbalbereich entspringt, ist der Muskel sowohl

mit der Innenfläche des M. obliquus abdominis externus profundus als auch mit der Lateralkante des M. iliocostalis und dem Paravertebralschild fest verwachsen. Außerdem dienen dem M. obliquus abdominis internus die Hinterkante der achten Thoracalrippe sowie das Ende der folgenden Rippe und die dazwischen liegende Fascie als Ursprung. Mit der Medialfläche des M. obliquus abdominis externus profundus steht der M. obliquus abdominis internus - mit Ausnahme seines Ursprunges - nur mit zarten Retinacula in Verbindung, was eine Verschieblichkeit der beiden Muskeln gegeneinander gewährleistet.

Die posterioren Fasern des M. obliquus abdominis internus entspringen mit einer Aponeurose, deren Collagenfaserbündel diejenigen der Fascia lumbodorsalis im Rechten Winkel kreuzen. Die Aponeurose bildet zusammen mit derjenigen des M. transversus abdominis ein derbes Fasciengebilde, welches dem posterioren Teil der Medialfläche des M. obliquus abdominis externus profundus aufliegt und flächig mit diesem verwachsen ist. In diese Fascie strahlen von dorsal kommende Collagenfaserbündel aus der Fascia cruris ein, über die ein Kontakt zur dorsalen Oberschenkelhaut und zum lateralen Rand des Paravertebralschildes im Sacralbereich hergestellt wird.

Der M. intercostalis internus kann von seiner Topographie und Faserverlaufsrichtung her als die anteriore Verlängerung des M. obliquus abdominis internus betrachtet werden. Seine Fasern sind fest mit den anterioren, bzw. posterioren Rippenkanten verwachsen und verbinden je zwei Rippen miteinander. Die dorsalen Faserbündel des M. intercostalis internus schieben sich ein Stück weit unter die M. iliocostalis-Masse und enden schließlich zwischen den vertebrocostalen Segmenten der Rippen mit einer Fascie, deren Collagenfasern in derselben Richtung verlaufen wie die Muskelfasern. Der dorsale Rand des gesamten M. intercostalis internus-Systems fällt von posterodorsal nach anteroventral hin ab. Anterior inserieren die tiefreichenden Faserbündel des Muskels auch auf den Lateralflächen des Sternum. Die von MAURER (1896) beschriebenen segmentübergreifenden Faserbündel des M. intercostalis internus dorsalis longus konnten nicht am M. intercostalis internus, sondern nur am M. intercostalis externus gefunden werden.

6.8.3. Musculus transversus abdominis (Abb. 55-56)

Synonyme: Transversus abdominis (BUTTMANN 1826, FÜRBRINGER 1876); Querer innerer Bauchmuskel (MECKEL 1828); Transverse (CUVIER 1835); Transversus (RATHKE 1866); M. transversus (STANNIUS 1856, MAURER 1896, GASC 1981); M. transversus abdominis (HOFFMANN 1877-1878, 1890, GADOW 1882); M. transversus ventralis (SCHNEIDER 1879); M. transversus profundus und M. subcostalis (NISHI 1937).

Ursprung: siehe M. obliquus abdominis internus.

Ansatz: Facies mediales der latero- und sternocostalen Segmente der Thoracalrippen.

Der tiefste Rumpfwandmuskel ist der M. transversus abdominis, dessen lange Muskelfasern von dorsal nach ventral ziehen und diejenigen des M. obliquus abdominis internus im Winkel von 45^0 kreuzen. Der Ursprung des M. transversus abdominis ist identisch mit dem des M. obliquus abdominis internus. Festere Verwachsungen zwischen den beiden Muskeln existieren nur in ihrem anterioren und posterioren Berührungsareal. Über die Fascia lumbodorsalis wird die Verbindung zwischen dem M. transversus abdominis und dem Paravertebralschild hergestellt.

Der M. transversus abdominis verlängert sich nach anterior, wobei er über die Innenflächen der Laterocostal- und Sternocostalsegmente der Thoracalrippen hinwegzieht. Gegen die Körperhöhle ist der Muskel durch seine interne Fascie abgegrenzt, die an den Rippen angeheftet ist.

In seinem Verlauf nach anterior reduziert sich der muskuläre Anteil des M. transversus abdominis von dorsal her sehr rasch, so daß letztlich nur noch seine Fascie übrigbleibt, die die Thoraxhöhle auskleidet. Erst im anterioren Thoracalbereich treten wieder Muskelfasern auf, die die Interclavicula mit der ersten Thoracalrippe verbinden.

6.8.4. Musculus rectus abdominis

Synonyme: Rectus abdominis, Pyramidalis (BUTTMANN 1826, GORSKI 1852); Gerader Bauchmuskel, pyramidenförmiger Muskel (MECKEL 1828); Pyramidalis, Retrahens pelvim (STANNIUS 1856); Pyramidalis (RATHKE 1866); M. rectus abdominis

(HOFFMANN 1877-1878, 1890, SCHNEIDER 1879); M. rectus ventralis, lateralis und internus (GADOW 1882); M. rectus abdominis und M. trunco-caudalis (MAURER 1896, NISHI 1937).

Ursprung: letzter thoracaler Rippenbogen (sternocostales Segment), Xiphisternum-Hörner.

Ansatz: craniale Ränder der knorpeligen Pubis-Areale, Ventralränder der M. obliquus-M. transversus-Gruppe.

Gliederung: Pars interna, Pars externa, unterbrochen durch Abdominalrippen.

Da Verlauf und Bau des M. rectus abdominis wohlbekannt sind, sei nur darauf hingewiesen, daß er über seine Verbindungen zur lateralen Rumpfwandmuskulatur mit der Fascia lumbodorsalis in mittelbarem Kontakt steht und damit auch mit dem Paravertebralschild. Der Muskel verbindet den knorpeligen Sternalapparat mit den beweglichen Ossa pubis.

6.9. Hypaxiale Schwanzmuskulatur

6.9.1. Musculus transversus caudae

Synonym: M. transversus perinei (ROMER 1923).
Ursprung: Rippen der Ca I bis IV.
Ansatz: Septum verticale zwischen den Haemalbögen der Ca I und II.

Die geringe Mächtigkeit und die von dorsal nach ventral orientierte Faserverlaufsrichtung hat der M. transversus caudae mit dem M. transversus abdominis gemeinsam. Der Muskel entspringt mit einer schwachen Aponeurosis an den distalen Enden der Costae caudales der Ca I bis IV. Er umfaßt den nach lateral zwischen den beiden M. ilioischiocaudalis-Köpfen austretenden M. caudofemoralis longus. Der M. transversus caudae verläuft zwischen den beiden Muskeln und erreicht die Haut nur im Ausschnitt zwischen den M. ilioischiocaudalis-Köpfen über eine dicke Schicht lockeren Bindegewebes. Nach ventromedial konvergierend erreichen seine Fasern das Septum verticale im Bereich der Hämalbögen von Ca I und II.

6.9.2. Musculus ilioischiocaudalis-System (Abb. 57-61)

Synonyme: ohne Namen Seite 13 (BUTTMANN 1826); Ischio-coccygien (CUVIER 1835); M. ischio-coccygeus (GORSKI 1852, STANNIUS 1856); M. ilio-ischio-coccygeus (HAIR 1868); M. ilio-ischio-caudalis (GADOW 1882, FREY 1982).

Ursprung: caudales Iliumhorn, Facies interior des Ischium, M. rectus abdominis.

Ansatz: laterale Kanten der Caudalrippen, Apices der Processus haemales, Septum horizontale, Septum transversum, Lateralflächen der Corpora vertebrales und der Arcus haemales ab Ca II, Haut und deren Gürtelligamente.

Gliederung: Caput iliacum, Caput ischiadicum (Pars ischiadica et rectalis), komplex gefaltete Myosepten.

Mit zwei mächtigen Köpfen entspringt der M. ilioischiocaudalis auf dem posterioren Horn des Ilium und der Facies interior des Ischium, wobei der ischiale Kopf Muskelfasern aus dem truncocaudalen Teil des M. rectus abdominis externus aufnimmt (Abb. 57, 58). Die beiden Köpfe des M. ilioischiocaudalis treffen sich in Höhe des dritten Schwanzwirbels und bilden fortan ein großes Muskelsystem, das durch höchst komplex gebaute Myosepten charakterisiert ist. Diese Komplexität der Myosepten-Differenzierung erfordert die Bezeichnung der einzelnen Bestandteile der Myosepten. Sie werden von dorsal nach ventral mit den Zeichen V (für ventral) 1 bis V5 gekennzeichnet. V1, V3 und V5 weisen nach posterior, V2 und V4 nach anterior. Da die Aponeurosen der einzelnen Myosepten serial über den ganzen Schwanz hinweg hintereinander geschaltet sind, kann die Benennung für jedes Myoseptum beibehalten werden. Von V*-Systemen zu sprechen wäre unrichtig, da die Aponeurosen-Serien V1 bis V5 Differenzierungen jeweils eines einzigen M. ilioischiocaudalis-Myoseptum sind (vgl. FREY 1982). Zwischen den Aponeurosen-Serien existieren keine longitudinal verlaufenden Grenzsepten. Die Segmentierung des

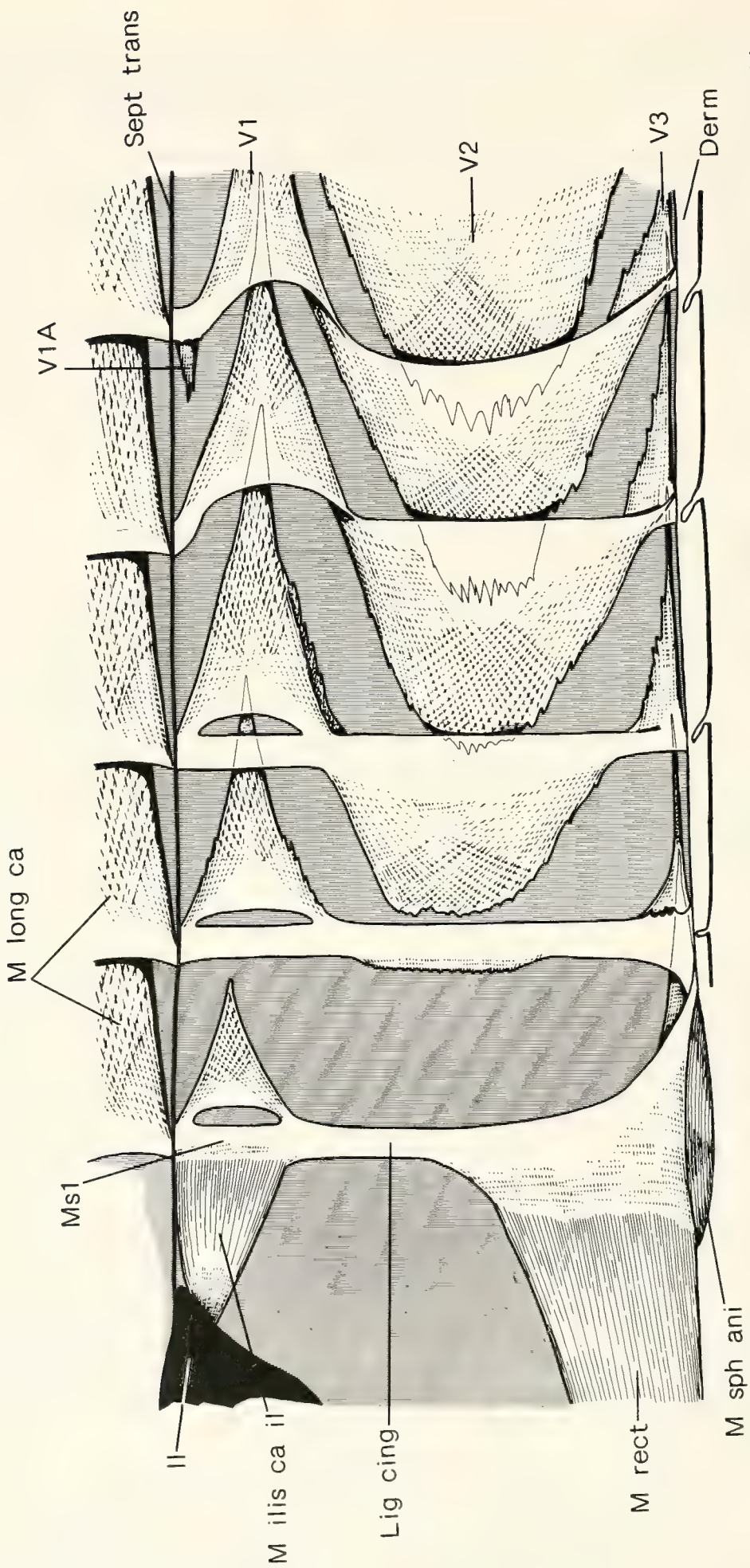


Abb. 57. *Alligator mississippiensis*; Myosepten der hypaxialen Schwanzmuskulatur in Lateralansicht von links. Alle Muskelfasern sind bis auf diejenigen des M. sphincter ani, des M. rectus abdominis und des ilialen M. ilioischiocaudalis-Kopfes sind entfernt. Man beachte die Verschiebung der Myosepten-Elemente der V1-Serie bei Caudalsegment V. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Muskels korrespondiert mit den Wirbelsegmenten des Achsenskeletts. Eine Korrelation mit den Myosepten der epaxialen Muskulatur ergibt sich daraus zwingend.

Im Schwanzwurzelbereich inseriert der M. ilioischiocaudalis nur an den lateralen Kanten der Schwanzrippen und den knorpeligen Spitzen der Hämalbögen (Abb. 60A). In seinem Verlauf nach posterior nimmt die Ansatzfläche auf der Wirbelsäule und ihren Septa in dem Maße zu, wie der Durchmesser des M. caudofemoralis longus abnimmt (Abb. 60B). Mit dem caudalen Ende des M. caudofemoralis longus wird der M. ilioischiocaudalis der einzige hypaxiale Schwanzmuskel (Abb. 60C).

Gegen den M. caudofemoralis longus ist der M. ilioischiocaudalis durch eine Fascie abgegrenzt, die gleichzeitig den Boden für seine Myomere bildet (Abb. 58, 60). Die dorsale Begrenzung des Muskels bildet das Septum transversum, an welchem auch die dorsalen Ränder der Myosepten inserieren (Abb. 57). In der ventralen Sagittallinie wird der Muskel durch das nach ventral verlängerte Septum verticale begrenzt. Seine Gliederung in Myosepten beginnt bereits auf den beiden Köpfen unmittelbar posterior der Ursprünge.

Das erste Myoseptum des ilialen Kopfes des M. ilioischiocaudalis entspringt in Höhe des zweiten Schwanzwirbels auf dem Gürtelligament zwischen den Schuppenwirteln II und III des Schwanzes und auf dem Septum transversum in medialer Verlängerung des dermalen Ursprunges (Abb. 57). Das flächige Myoseptum erstreckt sich über die Länge eines Segmentes und konvergiert posterior. Die Gestalt des Myoseptum gleicht also einem Dreieck, das von dorsomedial nach ventrolateral geneigt ist und dessen lateraler Rand stark nach ventral umgebogen ist (vgl. Abb. 60A).

Das zweite Myoseptum des Muskelkopfes hat einen breiteren Ursprung auf dem Gürtelligament als das erste (Abb. 57). Der anteriore ventrale Rand seines dermalen Ursprungsgebietes verlängert sich in das Gürtelligament der caudalen Schuppenwirtel III und IV, welches das zweite Myoseptum des ilialen mit dem zweiten des ischialen Muskelkopfes verbindet.

Der ischiale Kopf besteht aus Muskelfaserbündeln verschiedener Herkunft (Abb. 57, 58): Sein ventrolateraler Teil entsteht aus den truncocaudalen Fasern des M. rectus abdominis externus. Sie unterspannen die ventralen Beckenknochen und inserieren zunächst auf einem Fascienblatt, das zwischen den superficiellen und den profunden M. rectus-Schichten in posteriorer Richtung austritt und am Gürtelligament zwischen den caudalen Schuppenwirteln II und III angeheftet ist. Das Ligament zieht auf der Schwanzflanke weit nach dorsal, erreicht aber den ilialen Kopf des M. ilioischiocaudalis nicht, sondern inseriert an der Haut. Der anteriore Rand des Gürtelligaments ist in eine dünne Fascie verlängert, die maximal über ein halbes Segment nach cranial reicht und im ventrolateralen Ligamentbereich ihre größte Ausdehnung hat. Medial biegt das Ligament schwach nach caudal um und geht - angeschmiegt an den posterioren Rand des M. sphincter ani - in die caudale Linea alba über. Die Anhänge dieses Gürtelligaments werden als das erste Myoseptum des ischialen M. ilioischiocaudalis-Kopfes definiert (= erstes V1-Myoseptum). Es korrespondiert von seiner Lage her mit dem ersten Myoseptum des ilialen Kopfes.

Der ventromediale Anteil des ersten Myoseptum im ischialen Muskelkopf nimmt starke Muskelfaserbündel auf, die an der posterioren Kante des Ischium und an der Fascie des M. sphincter ani entspringen (Abb. 57, 58). Die lateralen Faserbündel dieser Pars ischiadica sind mit den medialen der Pars rectalis verbunden und biegen gemeinsam mit diesen nach posterodorsal um, wo sie sich in Höhe des dritten Schwanzwirbels mit den ventralen Faserzügen des Caput iliacum vereinigen.

Der Großteil der medialen Faserbündel des Caput ischiadicum (Pars ischiadica) inserieren jedoch auf einer breiten, horizontalen Aponeurose, die mit breiter Basis lateral des M. sphincter ani auf dem ersten Myoseptum entspringt und nach posterior konvergiert (= erste V3-Aponeurose; Abb. 58). Der mediale und laterale Rand der Aponeurose liegt frei in der Muskulatur. Dorsal dieser Aponeurose ist der starke Sehnenkern des Caput ischiadicum zu erkennen, der immer breiter werdend in posteromedialer Richtung zieht, um sich mit dem Vertikalseptum zwischen den Hämalbögen zu verbinden.

Lateral der soeben erwähnten Aponeurosis ist eine weitere, sehr viel kleinere zu erkennen, die ebenfalls am Gürtelligament entspringt und über einzelne lange Collagenfaserbündel mit dem lateralen Rand der großen Aponeurosis in Verbindung tritt.

Der anteriore Rand des zweiten Myoseptum des Caput ischiadicum ist verlängert und erreicht den posterioren Rand des ersten an der Stelle, an der es den Seitenrand des M. sphincter ani berührt. Von hier aus nach medial sind die beiden Myosepten durch eine fast geschlossene Fascie miteinander verbunden, welche nahe ihrem lateralen Rande von einem ovalen Fenster durchbrochen wird (Abb. 58).

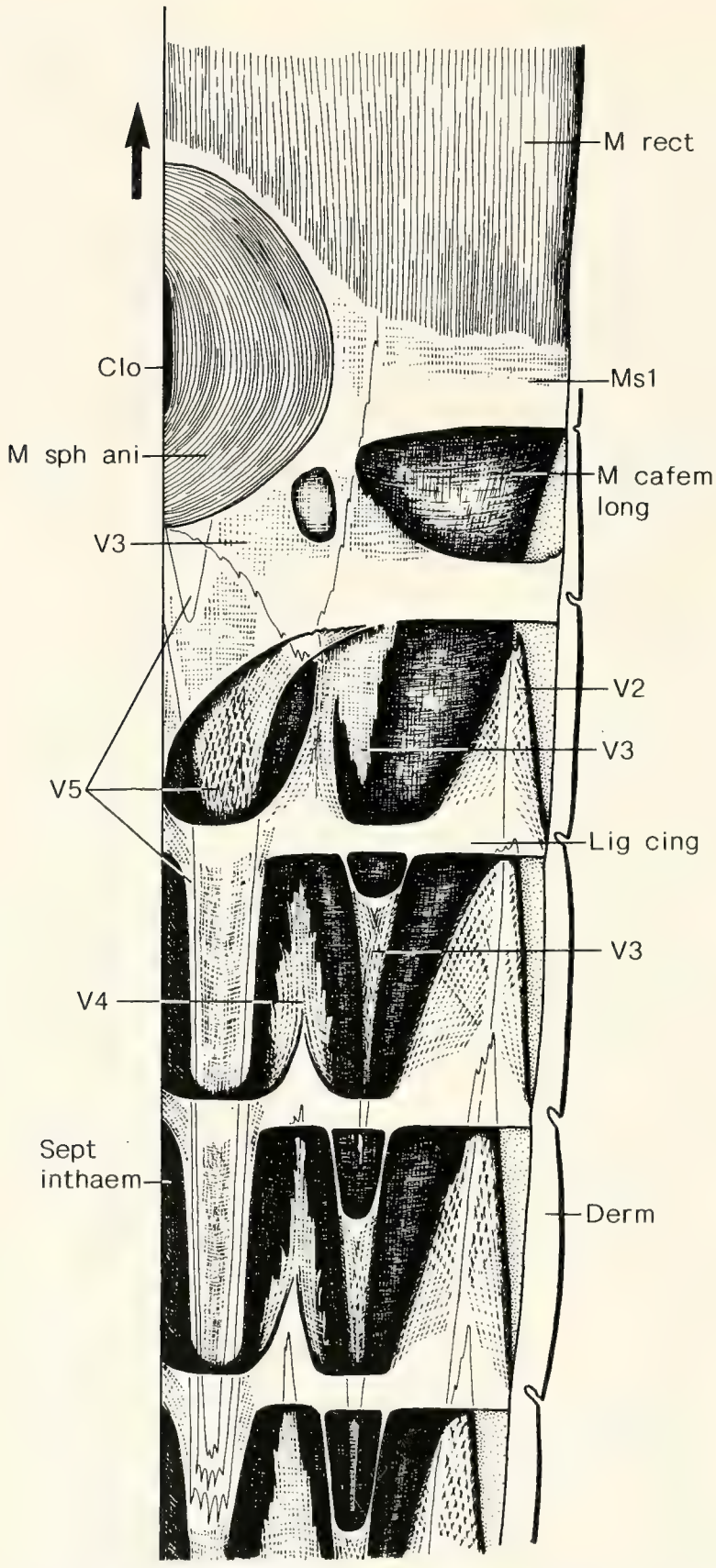


Abb. 58. *Alligator mississippiensis*; Myosepten der linken hypaxialen Schwanzmuskulatur von ventral gesehen. Die Muskelfasern sind abpräpariert. Man beachte die Verschiebung der V3-Serie nach posterior im Bereich der Caudalsegmente IV und V und die langen Konen der V5-Serie an den basalen Caudalsegmenten. In den Überlagerungsbereichen sind die superficiellen Myoseptenbereiche transparent dargestellt. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die laterale der beiden nach caudal weisenden Aponeurosen des zweiten Myoseptum besitzt einen breiten Ursprung, erstreckt sich über 1 1/2 Segmente nach posterior und ist von der medialen weit abgerückt (Abb. 58). Die sehr viel kräftigere mediale Aponeurosis zeigt im Querschnitt die Form eines U (Abb. 60A) und zieht über 3 1/2 Segmente als stattlicher Konus nach posterior (= Anfang des V5-Systems). Die Collagenfasertextur ihres ursprungsnahen Areals ist mit derjenigen der M. longissimus-Myosepten vergleichbar (siehe Kapitel 6.7.2., vgl. Abb. 52A).

Die ilialen und ischialen Portionen des M. ilioischiocaudalis sind ab dem dritten Myoseptum über das Gürtelligament miteinander verbunden (Abb. 57). Zusätzlich zu der lateralen und den beiden medialen posterior weisenden Aponeurosen tritt im Verbindungsbereich zwischen den beiden Muskelköpfen eine sehr großflächige, mit breiter Basis am anterioren Rand des Gürtelligaments entspringende Aponeurose auf, die ein Segment übergreifend nach anterior weist (= Anfang des V2-Systems). Die halbkreisförmige Flächensehne ist kuppelartig gewölbt. Ihre zur internen Fascie des M. ilioischiocaudalis gerichteten Ränder liegen frei in der Muskulatur (Abb. 57, 58). Eine Collagenfasertextur, die derjenigen der M. longissimus-Myosepten entspricht, ist deutlich zu erkennen (vgl. Abb. 52A).

Eine weitere nach cranial weisende Aponeurosis ist zwischen den beiden ventralen, nach posterior gerichteten Aponeurosen ausgebildet (= Anfang des V4-Systems; Abb. 58). Mit ihren anterioren Collagenfasern ist sie am posterioren Rande des zweiten Myoseptum festgewachsen, wobei sie sich zwischen die laterale und die mediale ventrale Aponeurose des zweiten Myoseptum schiebt.

In den folgenden Abschnitten sollen die einzelnen Aponeurosen-Serien der V*-Systeme besprochen werden.

6.9.2.1. V1-Serie (Abb. 57, 59-60)

Die V1-Aponeurose des dritten Myoseptum ist gegenüber derjenigen des zweiten deutlich größer und erstreckt sich über zwei Segmente, doch ihre Konstruktion ist identisch. Die ventrale Kante der Aponeurose verläuft dicht unter der Dermis und läßt so einen breiten Durchtritt für Muskelfaserzüge aus dem anterioren Muskelbereich offen.

Im weiteren Verlauf der V1-Serie nach posterior bleiben die Aponeurosen-Flächen zunächst etwa gleichgroß, rücken aber deutlich immer weiter nach ventral vom Septum transversum ab (Abb. 57). Der Insertionswinkel des Aponeurosen-Daches am Septum transversum wird zunehmend steiler und nähert sich dabei dem Gürtelligament an. Einige profunde Collagenfasern lösen sich in Höhe des vierten Schwanzsegments aus dem nach dorsal umbiegenden Teil des Aponeurosen-Daches und ziehen in anterodorsaler Richtung weiter. Am fünften Myoseptum stülpt sich der gesamte Insertionsteil des V1-Aponeurosen-Daches am Septum transversum nach anterior aus, und es entsteht ein V-förmiges Flächensehnengebilde aus zwei anterior konvergierenden Blättern, dessen distale Ränder cranial miteinander verwachsen sind und dessen Spitze nach cranial weist. Diese Aponeurose erhält - wie alle ihr folgenden - die Bezeichnung V1a (Abb. 57, 59, 60).

Vom Ort ihrer Entstehung aus nimmt die V1a-Serie beständig an Größe zu und verdrängt die V1-Serie weiter nach ventral (Abb. 60). Der Verwachsungsbereich der distalen Aponeurosenränder vergrößert sich beständig. Er erreicht in Höhe des neunten Schwanzwirbels schließlich das Gürtelligament und überragt die ventrale Aponeurosen-Wand. Diese Wand ist identisch mit der cranialen Verlängerung der dorsalen Aponeurosen-Wand der V1-Serie. Die dorsale und die ventrale Aponeurosen-Wand der V1a-Serie konvergieren zu einer horizontalen doppellagigen Sehne, die ab Ca X zwei Segmentlängen erreicht.

In Höhe des siebzehnten Schwanzwirbels ist auf der Umschlagstelle vom vertikalgestellten Aponeurosen-Teil zur dorsalen Wand eine schmale Leiste ausgebildet, auf der superficielle Muskelfasern entspringen.

Die V1a-Aponeurosen entspringen mit ihrer dorsalen Wand am Septum transversum und sind um ca. ein Drittel der Länge eines Segmentes gegen die ventralen Ursprünge der M. longissimus-Myosepten nach posterior versetzt. Die dorsalen Aponeurosen-Wände entspringen nur über ein kurzes Stück auf der Wirbelsäule. Auch die ventralen Wände sind nur über eine kurze Strecke zwischen den V1a- und den V1-Aponeurosen auf den lateralen Flächen der Wirbelkörper oder - im proximalen Schwanzbereich - auf der Fascie des M. caudofemoralis longus und dessen Fettlager angewachsen.

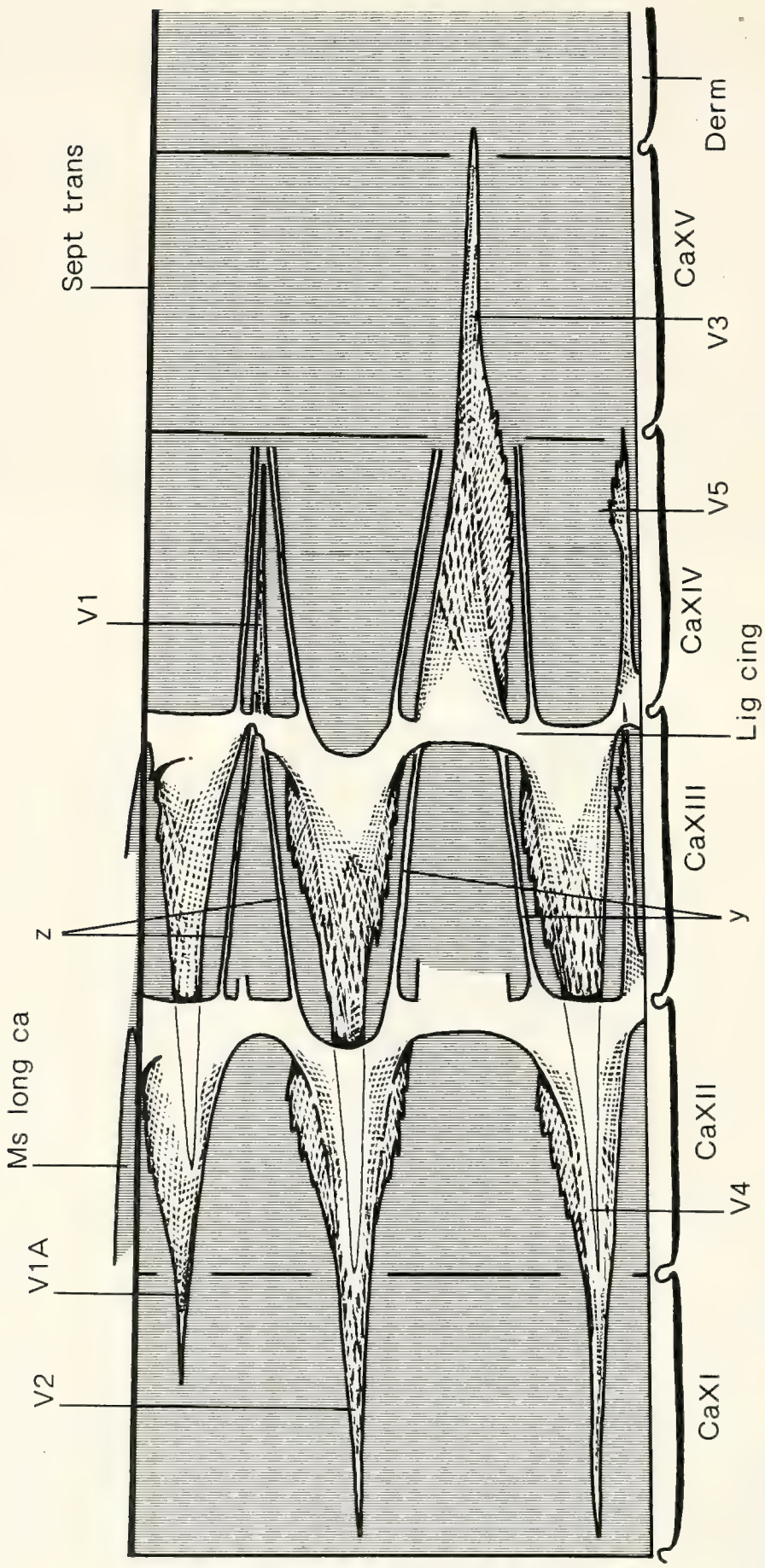


Abb. 59. *Alligator mississippiensis*; die Myosepten der hypaxialen Muskulatur im Bereich der Caudalsegmente XII und XIII von lateral gesehen (linke Schwanzhälfte). Man beachte die Reduktion der Ursprungs-Aponeurosen der V1-Elemente und die Verschiebung der V3-Elemente um ein Segment nach posterior. Bei beiden Systemen bleiben die horizontalstehenden Seitenwände erhalten und bilden in ihrer Gesamtheit eine grenzseptumartige Struktur in den posterioren Bereichen der hypaxialen Caudalmuskulatur (y, z). Der Bezug der Myosepten zu den Segmenten der epaxialen Muskulatur ist nur für die Segmente XII und XIII dargestellt. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

In dem Maße, wie die Verwachsung der Wände der V1a-Aponeurosen zunimmt, wird diejenige der V1-Aponeurosen reduziert. Schon ab dem vierten Myoseptum entfernt sich der anteriore Rand des superficiellen Aponeurosen-Anteils vom Gürtelligament (Abb. 57). Es entsteht eine Lücke, die umso größer wird, je weiter posterior die Aponeurosen stehen. Ab Ca IX ist nur noch das terminale Viertel der Aponeurosen-Wände verwachsen. Es liegt ein offenes, von lateral gesehen V-förmiges Sehnengebilde vor, dessen Spitze nach posterior zeigt (Abb. 59). Mit dem Breiterwerden des Gürtelligamentes in den posterioren Schwanzregionen werden die lateral offenen V1-Aponeurosen partiell wieder abgedeckt.

Die V1-Aponeurosen erreichen bei Ca VIII ihre maximale Länge von zwei Segmenten. Ihre Sehnenflächen stehen leicht nach ventrolateral geneigt in der Muskulatur (Abb. 60B).

6.9.2.2. V2-Serie (Abb. 57-60)

Die V2-Aponeurosen der Myosepten 2 und 3 wurden bereits eingehend beschrieben. Die V2-Aponeurose des vierten M. ilioischiocaudalis-Myoseptum ist die breiteste in der ganzen Serie und besitzt, wie die vor ihr stehende, eine ausgeprägte Kuppelform (Abb. 57). Der Umriß der Aponeurose ist halbkreisförmig, ihre Länge beträgt 1 1/2 Segmente.

Die V2-Aponeurosen der folgenden Myosepten nehmen kontinuierlich an Breite ab und zwar in Abhängigkeit der Breitenzunahme der V1a-Serie und der damit verbundenen Verschiebung der V1-Serie nach ventral. Dafür steigt die Länge der V2-Aponeurosen beständig an, bis die Aponeurosen ab Ca IX zwei Segmente durchsetzen (vgl. Abb 59).

An der V2-Aponeurose des neunten Myoseptum treten auch bauliche Modifikationen auf. Zum einen gliedern sich von ventromedialen Ursprungsbereich am Gürtelligament Collagenfaserbündel ab, die der Externfläche der Aponeurose als dreieckiges Feld aufliegen und deren nach dorsomedial umbiegende Wand deutlich nach medial überragen (vgl. Abb. 52F). Zum anderen erreicht sowohl die dorsale als auch die ventromediale Aponeurosen-Wand die Fascie des M. caudofemoralis longus, auf der sie ein kurzes Stück weit angeheftet sind.

Mit zunehmender Ausprägung der Aponeurosen-Wände wächst die dreieckige Auflagerung der superficiellen Aponeurosen-Fläche an und wird ab Ca XIII zur Ursprungs-Aponeurose, die nun auch die dorsale Aponeurosen-Wand überragt.

Die dorsalen Wände der V2-Aponeurosen sind die anteriore Verlängerung der ventralen V1-Wände (Abb. 59). Die ventralen V2-Wände sind nach anterior verlängerte V3-Wände, welche im Übergangsbereich von der V2- zur V3-Serie ab Ca XIV nach ventral etwas ausgebeult sind, so daß die Sehnen tordiert erscheinen. Das anteriore Sehnenblatt steht dann radial zur zentralen Längsachse des Schwanzes.

6.9.2.3. V3-Serie (Abb. 58-60)

Die V3-Serie ist die am weitesten lateral gelegene der drei ventralen Aponeurosen-Serien der proximalen Caudalregion (Abb. 58). Die horizontalen Bereiche der Aponeurosen entspringen auf den Gürtelligamenten, sind aber auch über ihre medialen Collagenfasern über ca. ein Drittel einer Segmentlänge mit den Hautarealen posterior der Gürtelligamente fest verwachsen. Die medialen und lateralen Collagenfaserbündel ziehen frei nach anterior und erreichen so das Gürtelligament, wobei sie in die ventralen superficiellen Areale der V2-Aponeurosen einstrahlen.

Die ventralen Wände der V3-Aponeurosen gehen unter den medialen Rändern der lateralen Collagenfaserbündel, die eine schmale, anterolaterad verlaufende Ursprungs-Aponeurose bilden, hindurch und sind in diesem Übergangsbereich locker mit der Fascie des M. caudofemoralis longus verknüpft. In ihrem weiteren Verlauf nach posterior formen sie die dorsalen Wände der einzelnen V3-Aponeurosen und werden von den lateralen Collagenfaserbündeln des horizontalen Aponeurosen-Teils so weit überragt, daß im Querschnitt T-förmige Sehnen entstehen, die denjenigen des M. tendinoarticularis ähneln (vgl. Kapitel 6.7.1.4.; Abb. 60A).

Erst ab dem zehnten Schwanzwirbel ist auch eine mediale Wand an den Aponeurosen ausgebildet, die lateral des medialen Randes unter dem horizontalen Aponeurosen-Teil verläuft (Abb. 60B). Grundsätzlich stehen beide Wände fast vertikal, konvergieren posterior und bilden terminal ein vertikales, eng U-förmiges Sehnenblatt. Die Ausformung der Aponeurosen-Wände und die Mächtigkeit der Myomere nimmt von der Schwanzbasis

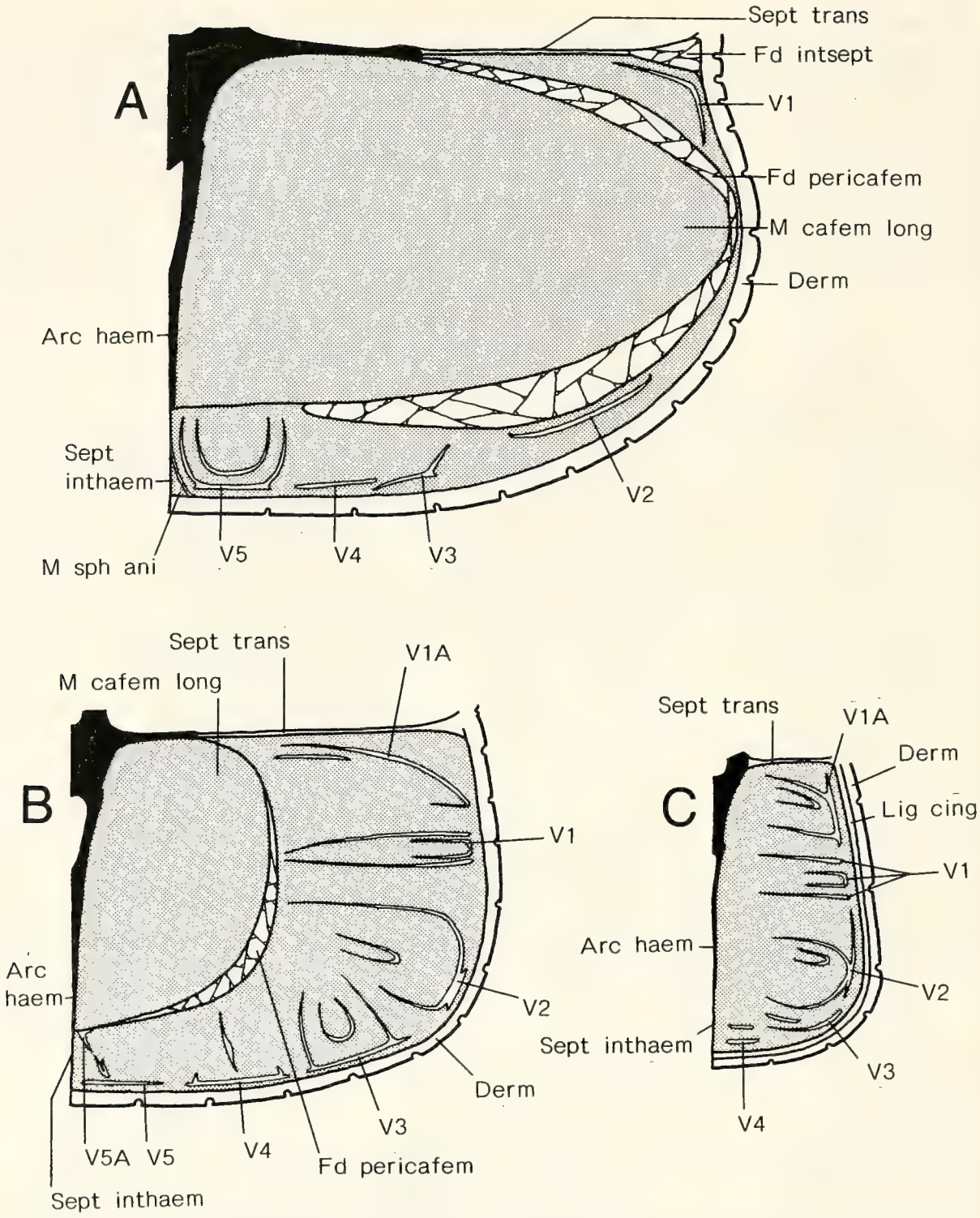


Abb. 60. *Alligator mississippiensis*; Querschnitte durch die hypaxiale Schwanzmuskulatur in Höhe der Schwanzwirbel III (A), XII (B) und XXI (C). Die Anschnitte der Muskelmassen sind punktiert und die mit * gekennzeichnten Myoseptumbereiche gehören dem ilialen Anteil des M. ilioischiocaudalis an. Man beachte den Hautmuskelcharakter des M. ilioischiocaudalis in den Schnitten A und B, die Verknüpfung der V5a-Serie mit der Fascie des M. caudofemoralis longus (B) und die ähnlichen Querschnitte der drei dorsalen Serien des M. ilioischiocaudalis im posterioren Schwanzbereich (C), die den Querschnitten der epaxialen Sehnensysteme gleichen (vgl. Abb. 46). Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

nach posterior beständig zu. Schließlich erreichen die Aponeurosen ab Ca XI eine Länge von drei Segmenten. Zur Basis des Unpaarkammes hin reduziert sich der Querschnitt der Aponeurosen wieder, und ihre Länge geht auf zwei Segmente zurück. Gleichzeitig verschiebt sich die V3-Serie in eine zunehmend laterale Position (Abb. 60C).

6.9.2.4. V4-Serie (Abb. 58-60)

Bei den Aponeurosen der V4-Serie dominiert der horizontale Anteil (Abb. 60). In ihrem Verlauf nach anterior tordieren sie um 90°, um eine vertikal gestellte Endsehne zu bilden. Die V4-Aponeurosen der Myosepten 4 bis 7 weichen in ihrem Bau von den posterior folgenden ab. Hier wird der Aponeurosen-Ursprung von einem breiten horizontalen Sehnenband gebildet, das aus den medialen Fasern des Horizontalteils der zugeordneten V3-Aponeurosen entsteht. Dieses Sehnenband geht nahtlos in die V4-Aponeurosen der Myosepten der Schwanzbasis über, ist aber zusätzlich am Gürtelligament des ersten Segmentes anterior der zugeordneten V3-Aponeurose aufgehängt (Abb. 58).

Einige Collagenfaserbündel steigen vom lateralen V4-Aponeurosen-Rand nach dorsal auf, um als vertikal gestelltes schmales Ligament auf der Fascie des M. caudofemoralis longus zu inserieren.

Ab Ca VII entspringen nur einige wenige laterale Collagenfasern auf dem Gürtelligament. Die Hauptmasse biegt als breites Band nach posteromedial ab und erreicht dicht unter der Unterhaut verlaufend die benachbarte V5-Aponeurose. Die mediale Wand der zugeordneten V3-Aponeurose zieht nur ein kurzes Stück unter den lateralen V4-Ursprung und endet dann abrupt.

Im proximalen Bereich des Paarkammes (etwa ab Ca VIII) erreichen die V4-Aponeurosen ihre maximale Länge und erstrecken sich dann über drei Segmente. Bis zum Beginn des Unpaarkammes verkürzen sie sich wieder auf zwei Segmentlängen und rücken nach und nach auf die ventrolaterale Schwanzkante (Abb. 59, 60).

Mit dem Verschwinden des M. caudofemoralis longus im Bereich des Ca XIII nehmen die V4-Aponeurosen eine zunehmend konische Gestalt an (Abb. 59, 60C). Im Basalbereich des Unpaarkammes bestehen die Aponeurosen aus einem horizontalen, dicht unter der Haut liegenden triangulären Teil, der auf den Gürtelligamenten entspringt, und zwei Wänden: einer lateralen und einer medialen (Abb. 59).

Die laterale Wand ist die anteriore Verlängerung der ein Segment posterior stehenden ventralen V3-Aponeurose. Sie verläuft medial der Lateralkante des superficiellen dreieckigen Aponeurosen-Teils. Ihre Fläche ist von dorsolateral nach ventromedial geneigt und bildet schließlich das laterale Blatt des Sehnenendes.

Die mediale Wand entsteht aus einer medialen dünnhäutigen und horizontal stehenden Erweiterung des dreieckigen Aponeurosen-Teils. In ihrem Verlauf nach anterior tordiert diese Erweiterung so lange, bis sie, parallelseitig zur lateralen Wand stehend, das mediale Blatt des Sehnenendes formt.

6.9.2.5. V5-Serie (Abb. 58-61)

Während die V5-Aponeurosen in den basalen Myosepten des M. ilioischiocaudalis eine enorme Länge erreichen und einen konischen Charakter zeigen, werden diejenigen der weiter posterior gelegenen Myosepten immer kürzer (Abb. 58, 60A). Ihre Seitenwände verschwinden weitgehend und beschränken sich ab dem siebten Myoseptum auf das terminale Drittel der vertikal gestellten Flachsehne (vgl. Abb. 59).

Am siebten Myoseptum tritt eine profunde Aponeurosen-Serie mit den V5-Aponeurosen in Kontakt (Abb. 61). Die Aponeurosen aus der profunden Serie (V5a) entspringen auf der Fascie des M. caudofemoralis longus in Höhe der korrespondierenden V5-Aponeurosen-Ursprünge, sind aber geringfügig nach posterior versetzt. Die V5a-Aponeurosen entsenden eine posteroventrad verlaufende Sehne, die in den Seitenwandrest des letzten Viertels der V5-Aponeurose einstrahlt.

Die Aponeurosen der V5a-Serie sind, topographisch gesehen, ein Derivat von Sehnenbändern, die den proximalen ventralen Bereich der Fascie des M. caudofemoralis longus in posterolateraler Richtung durchziehen und sich im ventrolateralen Teil der Fascie verlieren (Abb. 61). Die V5a-Serie verschwindet im Bereich des zehnten Schwanzwirbels dort, wo der ventrale Rand des M. caudofemoralis longus nach dorsal abweicht.

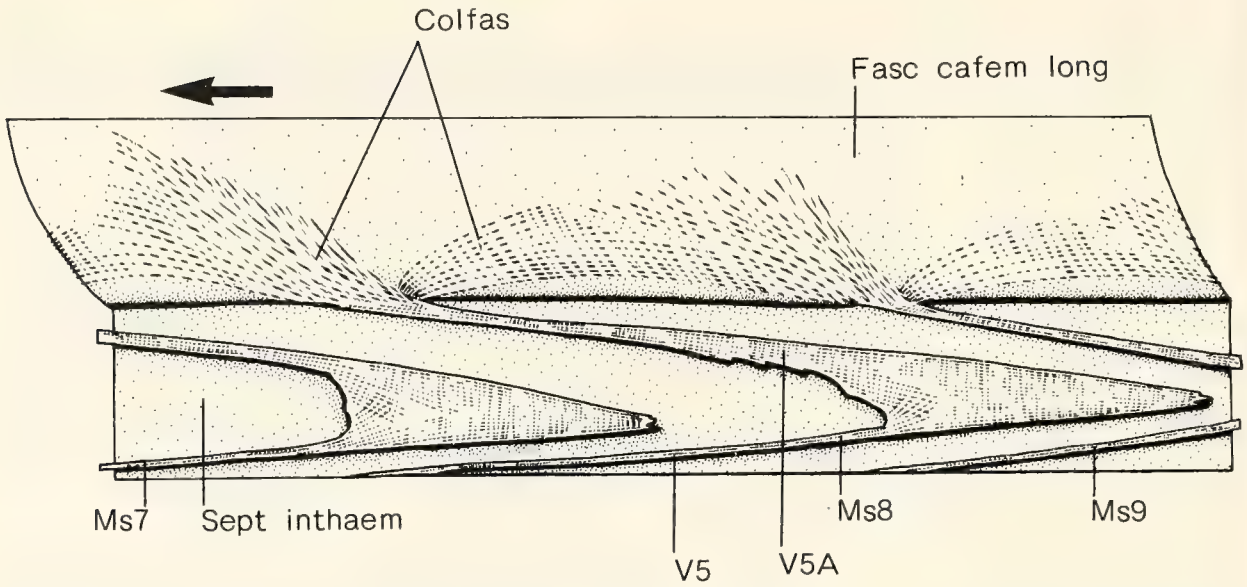


Abb. 61. *Alligator mississippiensis*; Verknüpfung der Sehnen der V5- und V5a-Serie im Bereich der Caudalsegmente VII und VIII. Man beachte die Verankerung der V5a-Sehnen in der Fascie des M. caudofemoralis longus. Pfeil weist nach cranial; Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

Die Ursprünge der V5-Aponeurosen entstehen aus den posteromedial gerichteten Wänden der V4-Ursprungs-Aponeurosen, die an den Gürtelligamenten eines Segmentes posterior der V4-Ursprünge inserieren (Abb. 58, 59). Die medialen Collagenfaserbündel der V5-Aponeurosen strahlen in das Septum verticale zwischen den Hämalbögen ein, das den M. ilioischiocaudalis nach medial abschließt.

Bereits im distalen Teil der Paarkammregion reduzieren sich die Aponeurosen der V5-Serie immer mehr zu einfachen, superficiell verlaufenden, kurzen Sehnen, die etwas mehr als ein Segment durchsetzen. Wegen eines Bindegewebskörpers, der sich ab Ca XVIII zwischen das Septum verticale und die V5-Serie schiebt, verlieren die Aponeurosen ihre unmittelbare Verbindung zur Linea alba caudalis. Sie stehen mit ihr nur noch über das Gürtelligament in Kontakt.

6.9.3. Insertion des M. ilioischiocaudalis

Die Aponeurosen-Serien des M. ilioischiocaudalis sind wie die Myosepten der epaxialen Systeme M. tendinoarticularis und M. longissimus rundum mit Muskelfaserbündeln besetzt (Abb. 60). Da jedoch die einzelnen Serien nicht durch longitudinale Septa voneinander getrennt sind, ist es nicht möglich, eindeutige Aussagen über die fleischige Insertion der einzelnen Aponeurosen-Serien auf der Wirbelsäule zu machen. Insgesamt stehen dem M. ilioischiocaudalis die Ventralflächen der Processus transversi, bzw. der Schwanzrippen (wo vorhanden) und des Septum transversum, sowie die Lateralflächen der Wirbelkörper und der Hämalbögen einschließlich des Septum verticale als Insertionsareal zur Verfügung, die nicht vom M. caudofemoralis longus und dem M. sphincter ani belegt sind.

Im basalen Bereich des M. caudofemoralis longus erreichen nur Muskelfasern der V1- und V5-Serie gerade noch die Spitzen der Schwanzrippen bzw. der Hämalbögen. Mit dem Kleinerwerden des M. caudofemoralis longus treten immer mehr M. ilioischiocaudalis-Muskelfasern an die Wirbelsäule, wobei die V5-Aponeurosen den Kontakt zu ihr zunehmend verlieren (siehe Kapitel 6.9.2.1., 6.9.2.5.; Abb. 60).

6.10. Distale Schwanzmuskulatur (Abb. 61C, 62)

In den Kapiteln über die einzelnen axialen Muskelsysteme wurden die Muskelbauteile in ihrem Verlauf nach posterior bis an die Stelle beschrieben, an der sie die Gestalt angenommen haben, die bis zum Schwanzende erhalten bleibt. Die Myosepten aller Schwanzmuskelsysteme ab dem anterioren Unpaarkammbereich -mit Ausnahme derer des

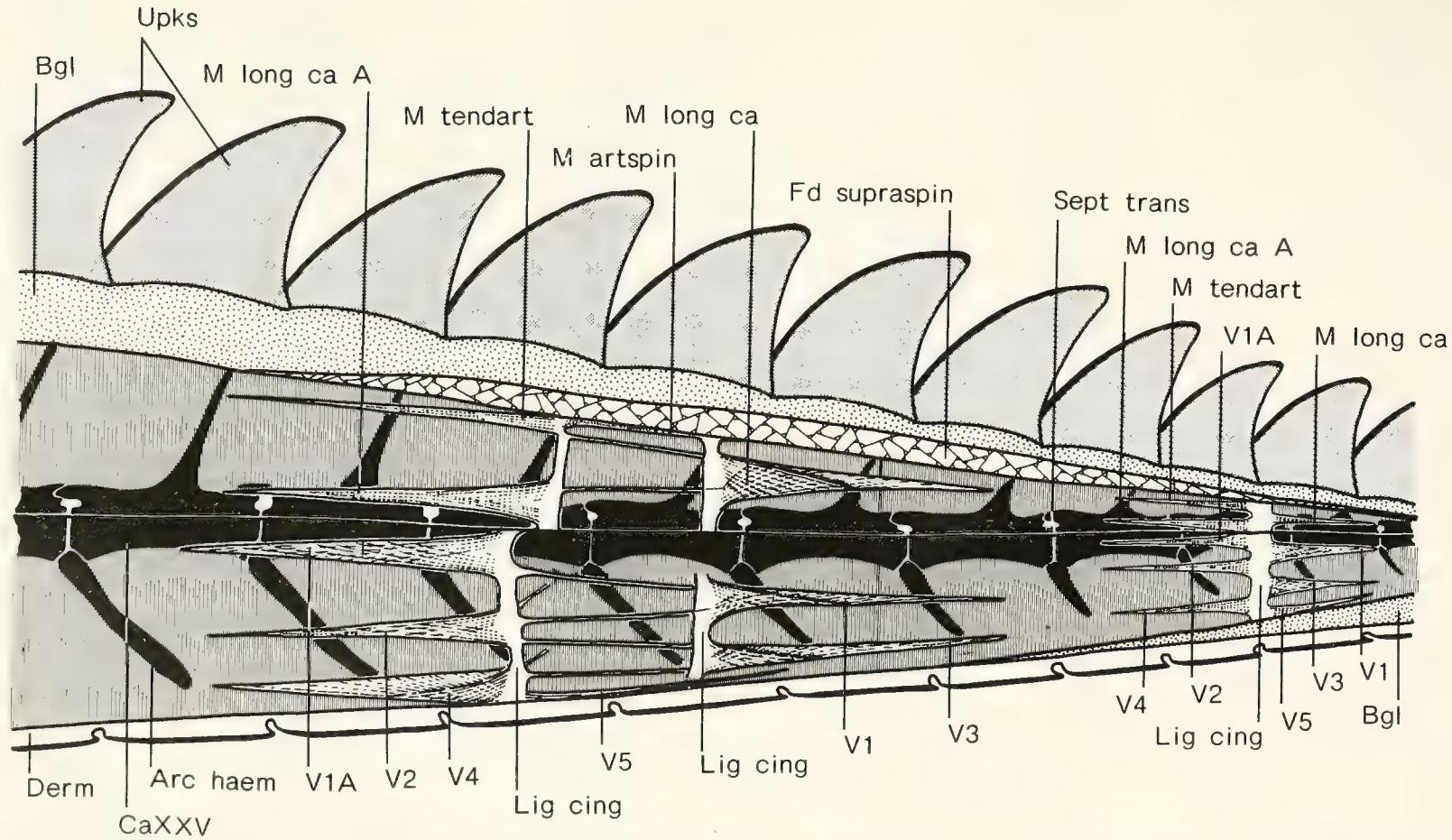


Abb. 62. *Alligator mississippiensis*; die Myosepten der Schwanzsegmente XXVI-XXVII und XXXII von lateral gesehen (linke Schwanzseite). Alle Muskelfasern sind entfernt. Man beachte die Gleichförmigkeit im Bau der Sehnen aller Myosepten-Elemente und ihre Verkürzung auf die Schwanzspitze zu. Zu bemerken ist außerdem die Ausbildung eines subcutanen Bindegewebssaumes entlang der dorsalen und ventralen Schwanzkante (punktiert) sowie die Einschaltung eines Fettdepots inferior des dorsalen Bindegewebssaumes. Abkürzungen siehe Kapitel 2.3..

M. tendinoarticularis, die etwas kürzer sind - erstrecken sich über zwei Segmente nach anterior, bzw. posterior. Dies ist beim untersuchten Tier bis Ca XXX der Fall (= X des Unpaarkamm-Bereiches); danach nimmt die Länge der Myosepten ab.

Die Muskulatur der letzten Schwanzwirbel wird durch eine sukzessive Verkleinerung der einzelnen Systeme charakterisiert. Tief senken sich die Gürtelligamente in die Längssysteme und teilen deren superficielle Faserbündel und Myoseptum-Teile in Stücke von Segmentlänge. Nur einige wenige profunde Faserbündel erreichen die benachbarten Segmente. Ab Ca XXXII wird der ohnehin schon schmale Muskelraum durch das Auftreten einer ventralen Bindegewebsleiste zusätzlich verengt. Die caudalen Muskelsysteme enden schließlich in einer makroskopisch nicht weiter differenzierbaren tendinösmuskulären Verfüllung der Concavitas lateralis der letzten Schwanzwirbel.

6.11. Fettlager in Rumpf und Schwanz

6.11.1. Subdermale Fettlinsen

Unter der Dermis des Schwanzes in unmittelbarer Nähe der Gürtelligamente sind Linsen aus flachen, dunkelgelb gefärbten Fettkörpern zwischen Oberflächen-Aponeurosen und Haut eingeschoben. Zum Teil befinden sich solche Fettlager auch ursprungsnah zwischen den internen Aponeurosen-Flächen und den Myomeren, was besonders für die hypaxiale Muskulatur typisch ist.

Im posterioren Bereich des Schwanzes dünnen diese subdermalen Fettlinsen langsam aus und verschwinden schließlich in der distalen Unpaarkammregion.

In Rumpf und Sacrum existieren subdermale Fettlager lediglich zwischen den Ursprüngen der M. spinalis-Sehnen und der Dermis.

6.11.2. Fettdepots im Schwanz

Im Bereich des Doppelkammes (Ca I bis XIX) finden sich große Ansammlungen adiposen Gewebes (Abb. 46, 51, 60). Es liegt in Form von längs verlaufenden Fettdepots vor, die aus Fettlinsen zusammengesetzt und von einer lockeren, fibrösen Fascie umhüllt sind.

Die Fettdepots der epaxialen Muskulatur liegen unmittelbar der Wirbelsäule auf. Das laterospinale Fettlager liegt als dünne Schicht auf den Lateralflächen der Processus spinosi und dem Septum interspinosum. Anterior beginnt es bei Ca II und verschmilzt bei Ca XII von ventral mit dem großen lateroarcualen Fettdepot (vgl. Kapitel 6.7.1.; Abb. 46, 51). Das laterospinale Fettlager reicht dorsal der Cartilagines apicales der Processus spinosi bis zu den Basen der Processus articulares.

In der von Processus articularis und Processus transversus gebildeten Bucht verläuft das lateroarcuale Fettdepot. Es beginnt bei Ca III und verschmilzt ab Ca XII mit dem intramuskulären Fettdepot zu einer homogenen Masse, die das letzte Doppelkammsegment erreicht (Ca XIX) und dort endet (Abb. 46, 51).

Das intramuskuläre Fettdepot beginnt erst bei Ca VI dorsomedial des M. longissimus und ventromedial des M. articulospinalis. Es verläuft über die Processus transversi, biegt bis Ca X leicht nach posterolateral aus und schiebt sich dabei zwischen den M. tendinoarticularis und den M. longissimus (vgl. Kapitel 6.7.2.; Abb. 46, 51). Bei Ca XII verschmilzt es mit dem lateroarcualen Fettdepot und endet mit diesem gemeinsam bei Ca XIX.

Ein schmales supraspinales Fettlager befindet sich im Bereich des Unpaarkammes dorsal der Processus spinosi der Ca XXV bis XXXIII (Abb. 62).

Zwischen den beiden Blättern des Septum transversum, dort, wo sein dorsales und ventrales Blatt unter der Flankenhaut des Schwanzes divergieren, liegt das interseptale Fettlager. Die im Querschnitt dreieckige Fetteinlagerung beginnt bei Ca II und endet bei Ca X. Posterior dieses Schwanzwirbels treten zwischen den beiden Septumblättern nur noch vereinzelte Fettkörper in unregelmäßigen Abständen auf.

In der hypaxialen Muskelmasse befindet sich nur ein einziger großer Fettkörper: das pericaudofemorale Fettdepot. In Höhe des Ca II beginnend, umhüllt das ausgedehnte Fettlager den M. caudofemoralis longus. Im Bereich der Ca II bis VI berührt es die Spitzen der Processus transversi, nicht aber diejenigen der Processus haemales (Abb. 60A). Das Fettlager begleitet den M. caudofemoralis longus bis zu seinem Ende (Ca XIV) und füllt die Loge des Muskels, die bis Ca XV reicht, als Fettpfropf aus.

7. Ausblick und Diskussion

Will man das Konstruktionsprinzip des Krokodilkörpers bei der terrestrischen Lokomotion verstehen (FREY in Vorb.), so kommt es darauf an, die Interaktionen zwischen den einzelnen Bauteilen zu erkennen, und hierfür liefern die meisten eingangs zitierten deskriptiven Arbeiten zu wenig Information. An dieser Stelle will die vorliegende Arbeit bestehende Erkenntnisse um wesentliche Punkte ergänzen.

Während über die Gelenk-Verbindung der Wirbel untereinander - außer durch Ligamente - ausreichende Daten von VIRCHOW (1914) und IHLE et al. (1927) vorliegen, gibt es bisher noch keine detaillierte Beschreibung der Halsrippengelenke. Ihre stabilisierende Wirkung wird in der Funktionsanalyse von ebenso großer Bedeutung sein, wie die Gelenkung der Thoracalrippen ausschließlich auf den Processus transversi. Ein wichtiger Punkt ist auch die Beschaffenheit der ventralen Skelettelemente des Rumpfes: Sternalapparat und Gastralia ossifizieren sehr spät in der Ontogenese (RATHKE 1866) und bleiben auch bei alten Krokodilen trotz Mineralisation flexibel. Genaue Daten hierzu fehlen jedoch noch. Die Ossa pubis stehen zwar in innigem Kontakt zum am weitesten caudal gelegenen Gastralia-Paar, bestehen aber zu zwei Dritteln aus Knorpel und sind beweglich am Becken aufgehängt. Sucht man also nach tragenden Strukturen, müssen die dorsalen Bereiche des Rumpfskeletts Gegenstand der Analyse sein.

Die von HAIR (1868), GADOW (1882) und FREY (1982) beobachteten Verbindungen zwischen Dornfortsatz-Oberkante und den parasagittalen Osteodermen können für den Rumpfbereich bestätigt werden. Neu ist jedoch die Erkenntnis, daß sich die Anheftung der epaxialen Muskulatur im Rumpf ausschließlich auf die vier medianen Schuppenlängsreihen (Paravertebralschild) beschränkt. Auch die Ligamenta cingulata sind nur im Bereich dieses Paravertebralschildes nachgewiesen. Damit wird der Paravertebralschild schon von seiner Topographie her integraler Bestandteil des Bewegungsapparates. Die Halshaut dagegen liegt der Muskulatur nur locker auf. Dies kann nach meinen Untersuchungen auch für *Osteolaemus tetraspis*, *Palaeosuchus trigonatus*, *Caiman crocodilus*, *Tomistoma schlegeli* und *Crocodylus acutus* bestätigt werden. Bei all diesen Arten sind die Nuchalosteoderme nicht segmental gegliedert, sondern zu großen Feldern zusammengelagert, was auch für die übrigen Arten der einzelnen Gattungen und für *Melanosuchus niger* gilt (ROSS & MAYER 1983). Im Gegensatz dazu ist der segmental gegliederte Nuchalschild bei *Gavialis* lückenlos mit dem Paravertebralschild verbunden und beschränkt sich auf die caudale Halshälfte. Der Nuchalschild stellt also morphologisch die craniale Verlängerung des Paravertebralschilds dar. Ich rechne daher bei *Gavialis* mit einer anderen Morphologie der superficiellen Halsmuskulatur bzw. mit einem engeren Kontakt dieser Muskulatur zur Haut als bei anderen Krokodilen.

Die Verbindung der Rumpfwand-Muskulatur und einiger Schultermuskeln über die Fascia lumbodorsalis zur lateralen Kante des Paravertebralschildes wurde bisher ebensowenig erkannt wie der Insertionsmodus der epaxialen Sehnen-Muskelsysteme an den Ligamenta cingulata und das Vorhandensein von subdermalem und cervicalem Fettgewebe. Daß die Schwanzmuskulatur im Bereich des Doppelkammes zum Teil vollständig vom Achsenskelett abgedrängt wird, stellte bereits SCHNEIDER (1942) mit Verwunderung fest. Sollte es sich - wie SCHNEIDER ausführt - tatsächlich um Speicherfett handeln, muß geklärt werden, warum es nicht subdermal abgelagert wird. Nach eigenen Untersuchungen sind solche Fettlager bei allen Gattungen (*Melanosuchus* wurde noch nicht untersucht) in unterschiedlicher Ausdehnung vorhanden.

Bei der Beschreibung der epaxialen Muskulatur kam es mir im Hinblick auf die Funktionsanalyse auf die Verknüpfung der einzelnen Längssysteme untereinander und auf die Veränderung der Myosepta über die Länge des Körpers an. Das Ziel war dabei, eine räumliche Vorstellung von der Muskelmorphologie Segment für Segment zu erarbeiten. Dieses Ziel zu erreichen ist sehr schwierig, weil die Myosepta der epaxialen Muskulatur bei Krokodilen nicht geschlossen sind, sondern

offene Systeme darstellen. Die einzelnen Faszikel sind bei den Muskelsystemen medial des M. longissimus fast ganz aufgelöst.

Eine solch umfassende Untersuchung erfolgte bisher nicht, weil immer nur von Muskelausschnitten auf das Gesamtsystem extrapoliert wurde (HOFFMANN 1890, MAURER 1896, 1899, VALLOIS 1922, GASC 1981). Immerhin stimmen die vorliegenden Ergebnisse mit den Aussagen von GASC (1981), daß die von VALLOIS (1922) und mir (FREY 1982) beschriebenen Mm. intertransversarii zumindest bei großen Tieren nicht aus den Nachbar-Systemen zu isolieren sind. Dies gilt jedoch auch für die Mm. interneurales und die Mm. interarticulares, die sowohl VALLOIS (1922) als auch GASC (1981) und FREY (1982) nachgewiesen haben. Ich möchte jedoch nochmals darauf hinweisen, daß diese Muskeln bei Jungtieren durchaus isoliert vorliegen können. Neu ist auch die Erkenntnis, daß Sehnen der medianen Muskelsysteme tordiert sind und langgezogene Spiralen bilden, ähnlich wie sie von ALEXANDER (1969) in Teleosteern gefunden wurden. Bei Krokodilen sind diese Spiralen eindeutig auf den Rumpf und die Schwanzwurzel beschränkt.

Bei der Sektion der Halsmuskulatur legte ich großen Wert auf die Beschreibung der Faserverlaufsrichtung, der Insertionswinkel und der Verknüpfung der einzelnen Muskeln untereinander. In der gesamten Halsmuskulatur dominieren die langen Faserbündel, welche die gesamte Halswirbelsäule überspannen und zum Teil die Processus spinosi der Thoracalwirbel erreichen. Allerdings reichen auch Sehnen des M. spinalis weit auf die Halswirbelsäule vor, so daß die cervicalen und thoracalen Abschnitte der epaxialen Muskulatur miteinander verzahnt sind. Diese sehr verwirrend gebaute Übergangszone wurde bisher nicht beschrieben.

Von allen Autoren, die sich mit der Anatomie der Schultermuskulatur beschäftigt haben, gehen nur FÜRBRINGER (1876) und HOFFMANN (1890) auf die gezackte Natur des M. serratus-Komplexes ein. Bei dem von mir untersuchten Tier ist der zweiteilige M. serratus-Komplex jeweils in fünf Zacken untergliedert. FÜRBRINGER (1900) beschreibt für *Alligator mississippiensis* nur drei Zacken. Solche Mm. serrati sind sonst unter den Landtetrapoden nur bei kursorischen und arboricolen Mammalia zu finden (GAMBARAYAN 1972).

Die anatomischen Studien an *Alligator mississippiensis* zeigen, daß der Paravertebralschild (= Osteoderme + Haut) eine entscheidende Rolle als Insertionsareal für die epaxiale Muskulatur und über die Fascia lumbodorsalis auch für die Rumpfwandmuskeln spielt. Selbst der M. pectoralis und der M. rectus abdominis gewinnen durch ihre Verflechtung mit den Rumpfwandmuskeln einen indirekten Kontakt zu ihm.

Schon in der Literatur über die Muskelanatomie des Körperstammes der Krokodile stimmen die Beschreibungen oft nicht überein, und so weichen auch meine in einigen Details von den Beobachtungen anderer Autoren ab. Ob diese Unstimmigkeiten auf intraspezifische oder intragenerische Variabilitäten im Bau der Muskelsysteme oder auf Beobachtungsfehler zurückzuführen sind, kann ich hier nicht diskutieren, weil bislang keine statistisch verwertbaren Daten vorliegen.

8. Literatur

ALEXANDER, R. McN. (1969): The orientation of muscle fibers in the myotome of fishes.- J. Mar. Biol. Ass. U.K. **49**: 263-290.

BAUMEL, J.J., KING, A.S., LUCAS, A.M., BREAZILE, J.E. & EVANS, H.E. (1979): Nomina anatomica avium.- 637 pp.; London, New York, Toronto, Sydney & San Francisco (Academic Press).

BAUR, G. (1886): Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten.- Biol. C. **6** (1886-1887): 332-342; Erlangen & Leipzig.

BEHRENS, W. (1880): Untersuchungen über den Processus uncinatus der Vögel und Krokodile.- Inaugural-Dissertation: 36 S.; Universität Göttingen.

BLAINVILLE, H.M.D. de (1839-1864): Osteographie, Atlas du genre *Crocodilus*.- **4** (25); Paris.

BOAS, J.E.V. (1931): Krallen (incl. Nägel, Hufe, Klauen).- *In*: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere **1**: 521- 524; Berlin & Wien.

BOSCHMA, H. (1920-1922): Das Halsskelet der Krokodile.- Tijd. Ned. Dierk. Vereen (2. Ser.) **18**: 85-123; Leiden.

BOULENGER, G.A. (1893): On the nature of "Haemapophyses", in reply to some criticisms of M. DOLLO.- Ann. Mag. nat. Hist. (6. Ser.) **12**: 60-61; London.

- (1896): On the occurence of SCHLEGEL's Gavial (*Tomistoma schlegeli*) in the Malay Peninsula, with remarks on the atlas and axis of the crocodilians.- Proc. Zool. Soc. **1896**: 628-633; London.

BRAZIATIS, P. (1973/1974): The identification of living crocodilians.- Zoologica **58**: 59-101; New York.

BRÜHL, C.B. (1862): Das Skelet der Krokodilinen.- 48 S., 20 Taf.; Wien (Wilhelm Braumüller).

BUTTMANN, H. (1826): De musculis crocodili.- Inaugural-Dissertation: 32 S.; Universität Halle.

CLAUS, C. (1876): Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten.- Sitzber. Bay. Königl. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. **74** (1,2): 785-817, 12 Abb.; Wien.

CUVIER, G. (1808): Observation sur l'ostéologie des crocodiles vivantes.- Ann. Mus. **12**: 1-26; Paris.

- (1835): Léçons d'anatomie comparée, recueillés et publiées par M. DUMERIL.- 2. Auflage, 521 S.; übersetzt von H. FRORIEB & J.F. MERKEL, Leipzig.

DEVILLERS, C. (1954): Structure et évolution de la colonne vértébrale. Les côtes. Le sternum.- *In*: P.P. GRASSÉ (ed.): Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie **12**: 605-709; Paris (Masson et Cie).

EDGEWORTH, F.H. (1935): The cranial muscles of vertebrates.- 293 pp; Cambridge (Cambridge University Press).

EMELIANOV, S.W. (1936-1937): Die Morphologie der Tetrapodenrippen.- Zool. Jb. Anat. **62**: 173-274; Jena.

FREY, E. (1982): Der Bau des Bewegungsapparates der Krokodile und seine Funktion bei der aquatischen Fortbewegung.- Diplomarbeit: 204 S.; Zoologisches Institut, Universität Tübingen.

- (1988): Das Tragsystem der Krokodile - eine biomechanische und phylogenetische Analyse.- Stuttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A) **426**: 1-60; Stuttgart.

FUCHS, K. (1974): Die Krokodilhaut.- 183 S.; Darmstadt (Verlag Eduard Roether).

FÜRBRINGER, M. (1876): Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln - 3. Teil: Capitel IV: Saurier und Crocodile.- Gegenb. Morph. Jb. **1**: 636-816, Taf. 23-27; Leipzig.

- (1900): Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln - 3. Teil.- Jenaische Zeitschrift **34** (neue Folge: **27**): 215-718, Taf. 13-17; Jena.

GADOW, H. (1882): Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten.- Gegenb. Morph. Jb. **7**: 57-100, 1 Taf.; Leipzig.

- (1882a): Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien.- Gegenb. Morph. Jb. **7**: 329-466, Taf. 17-21; Leipzig.

- (1896): On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota.- Philos. Trans. R. Soc. (Ser. B) **187**: 1-57; London.

- (1901): Amphibia and reptiles.- Cambridge Natural History **8**: 668 pp; Cambridge (England).

- (1933): The evolution of the vertebral column.- 356 pp; Cambridge (Cambridge University Press).

GAMBARAYAN, P.P. (1972): How animals run. Anatomical adaptions.- Leningrad (Itzdat. "Nauka"), Übersetzung: 367 S.; Jerusalem & London (I.P.S.T., 1974).

GASC, J.P. (1981): Axial musculature. B Crocodilia.- *In*: C. GANS & T.S. PARSONS (eds.): Biology of the Reptilia **11** (Morphology F): 372-375; London, New York, Toronto, Sydney & San Francisco (Academic Press).

GEGENBAUR, C. (1898): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- **1**: 978 S.; Leipzig.

GORSKI, C.V. (1852): Über das Becken der Saurier.- Inaugural-Dissertation: 50 S., 2 Taf.; Dorpat.

GRAY, J. (1944): Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton.- J. Exp. Biol. **20**: 88-116; Cambridge (England).

GREW, N. (1675): The comparative anatomy of trunks.- 987 S. London, 8⁰.

GUIBE, J. (1970): Le squelette du tronc et des membres.- *In*: P.P. GRASSÉ (ed.): Traité de zoologie, anatomie, systematique, biologie **14** (2): 33-77; Paris.

HAINES, R.W. (1935): Some muscular changes in the tail and the thigh of reptiles and mammals.- J. Morph. **58** (2): 355-383; Boston.

HAIR, P. (1868): On the arrangement of the muscular fibers of the alligator.- J. Anat. **2**: 26-41; Cambridge (England) & London.

HAUGHTON, S. (1866): Notes on animal mechanics.- No. 6.- On the muscular anatomy of the crocodile.- Proc. Roy. Irish Acad. **6**: 268-277; Dublin.

- (1868): On the muscular anatomy of the alligator.- Ann. Mag. nat. Hist. (4. Ser.) **1**: 282-291, 1 pl.; London.

HENTZ, N.M. (1825): Some observations on the anatomy and physiology of the alligator of North America. *Lacerta Alligator* Gmel. *Crocodilus lucius*, Cuvier.- Trans. Am. Phil. Soc. (N.S.) **2** (10): 216-228; Philadelphia.

HOFFMANN, C.K. (1877-1878): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.- Niederl. Arch. Zool. **4**: 112-249; Leiden & Leipzig.

- (1890): Reptilien.- *In*: H.G. BRONN (Hrsg.): BRONNs Klassen und Ordnungen des Thierreichs **6** (3), 2. Teil: Eidechsen und Wasserechsen; Muskeln: 610-707, Taf. 73-79; Leipzig.

HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. (1969): Vertebrae and ribs of modern reptiles.- *In*: C. GANS (ed.): Biology of the Reptilia **1**: 201-310; London & New York (Academic Press).

HUXLEY, T.H. (1860): On the dermal armor of *Jacare*, and *Caiman*, with notes on the specific and generic characters of recent Crocodilia.- J. Proc. Linn. Soc. Lond. (Zool.) **4**: 1-28; London.

- (1873): Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere.- Deutsche Übersetzung aus dem Englischen von F. RATZEL: 442 S.; Breslau (Kern).

IHLE, J.E.W., KAMPEN, P.N.v., NIERSTRASZ, H.F. & VERSLUYS, J. (1927): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- Deutsche Übersetzung aus dem Holländischen von G.C. HIRSCH: 906 S.; Berlin (Springer).

JÄGER, G. (1863): Einige Bemerkungen über die Organisation des indischen Crocodils (*Gavialis gangeticus*).- Jh. Ver. vaterl. Naturk. W. **19**: 101-107, 1 Taf.; Stuttgart.

KÄLIN, J.A. (1929): Uber den Brustschulterapparat der Krokodile.- Inaugural-Dissertation: 57 S.; Philosophische Fakultät 2, Universität Zürich.

- (1955): Zur Stammesgeschichte der Crocodilia.- Rev. suisse Zool. **62** (2/26): 347-356; Genève.

KERBERT, O. (1877): Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere.- Arch. mikrosk. Anat. **13**: 205-262; Bonn.

KRAUSS, F. (1906): Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen.- Arch. mikrosk. Anat. **67**: 319-363; Bonn.

LEYDIG, F. (1873): Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien, 1. Artikel: Haut der Ophidier.- Arch. mikrosk. Anat. 9: 753-795; Bonn.

LUBOSCH, W. (1938): Muskeln des Kopfes: Viscerale Muskulatur; C. Amphibien und Sauropsiden.- *In*: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 5: 1011-1062; Berlin & Wien.

LWOFF, W. (1884): Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien.- Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou 60: 313-334; Moskau.

MATSCHIE, P. (1897): Kriechtiere und Vögel.- *In*: L. HECK, P. MATSCHIE, E. MARTENS, B. DüRIGEN, L. STAKY & E. KRIEGHOFF (Hrsg.): Hausschatz des Wissens, Abteilung 6: Das Tierreich **2**.

MAURER, F. (1896): Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien.- Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Carl GEGENBAUR am 21. August 1896 1: 183-257, Taf. 1-4; Leipzig.

- (1899): Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfaser.- Anat. H. (2. Abt.) **9**: 691-819; München & Wiesbaden.

MECKEL, J.F. (1828): System der vergleichenden Anatomie **3**: 670 S.; Halle (Renger).

MOOK, C.C. (1921): Notes on the postcranial skeleton in the Crocodilia.- Bull. Am. Mus. nat. Hist. **44**: 67-100, pls 13-14; New York.

MÜLLER, L. (1924): Beiträge zur Osteologie der rezenten Krokodilier.- Z. Morph. Ökol. Tiere **2**: 427-460, Taf. 4-5; Berlin, Göttingen & Heidelberg.

NISHI, S. (1937): Muskeln des Rumpfes.- *In*: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH (Hrsg): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere **5**: 387-406; Berlin & Wien.

OWEN, R. (1866): On the anatomy of vertebrates.- 1: Fishes and reptiles: 650 pp; London (Longmans, Green & Co.).

PEYER, B. (1931): Hartgebilde des Integuments.- *In*: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere **1**: 703-752; Berlin & Wien.

PFEIFFER, H. (1854): Zur vergleichenden Anatomie des Schultergürtels und der Schultermuskeln bei Säugethieren, Vögeln und Amphibien.- Inaugural-Dissertation: 52 S.; Medizinische Fakultät, Universität Giessen.

RATHKE, H. (1853): Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier.- Ein Programm, durch welches die am 1. November dieses Jahres stattfindende Eröffnung des neuen Anatomiegebäudes der Königlichen Albertus-Universität anzeigt.- **1853**: 1-26; Königsberg.

- (1866): Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Crocodile.- 275 S.; Braunschweig (Vieweg und Sohn).

ROMER, A.S. (1976): Osteology of the reptiles.- 3. Nachdruck: 772 S.; Chicago & London (University of Chicago Press).

ROSS, F.D. & MAYER, G.C. (1983): On the dorsal armor of the crocodilia.- *In*: A.G.J. RHODIN & K. MIYATA (eds): Adv. Herpet. Evol. Biol.: 305-331; Cambridge (Massachusetts).

RÜDINGER, D. (1868): Die Muskeln der vorderen Extremitäten der Reptilien und Vögel mit besonderer Rücksicht auf die analogen und homologen Muskeln bei den Säugethieren und dem Menschen.- Natuurk. Verh. Holland. Maatsch. Wet. Haarl. **20** (25): 1-187, 15 Taf.; Haarlem.

SCHMIDT, W.J. (1914): Studium am Integument der Reptilien; 6: Über die Knochenschuppen der Crocodile.- Zool. Jb. Anat. **38**: 643-666, Taf. 39; Jena.

SCHNEIDER, A. (1879): Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.- 164 S., 16 Taf.; Berlin (Reimer).

SCHNEIDER, K.M. (1942): Fettlager im Krokodilschwanz.- Der zoologische Garten (neue Folge) **14** (5/6): 263-267; Jena.

SEEMANN, G. (1926): Die Gliederung der Rippen bei den Reptilien.- Gegenb. Morph. Jb. **56** (1): 105-136, 2 Taf.; Leipzig.

SEIDEL, M.R. (1979): The osteoderms of the American Alligator and their functional significance.- Herpetologica **35** (4): 375-380.

SIEBENROCK, F. (1926): Die Brillenkaimane von Brasilien.- Denk. Ak. W. math. nat. **76**: 29-39; Wien.

STANNIUS, H. (1856): Handbuch der Zootomie.- Zweiter Teil: die Wirbelthiere; zweites Buch: Zootomie der Amphibien.- 2. Auflage: 270 S.; Berlin (Veit & Co.).

STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 3 Bände; **1**: 274 S., **2**: 1110 S., **3**: 776 S.; Heidelberg & New York (Springer).

STUDNIÇKA, F.K. (1909): Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten.- Anat. H. (1.Abt.) **39** (117): 1-269; München.

TIEDEMANN, F., OPPEL, M. & LIBOSCHITZ, I.W. (1817): Naturgeschichte der Amphibien.- Heft 1: Gattung Krokodil, 15 Taf.; Heidelberg.

TUTSCH, H. (1975): Eine geruchsfreie, gut konservierende Injektionslösung für Kursleichen.- Anat. Anz. **138**: 126-128; Jena.

VALLOIS, H.V. (1920): L'évolution de la musculature de l'épisome chez les vertébrés.- C. R. Acad. Sci. **170**: 407-409; Paris.

- (1922): Les transformations de la musculature de l'épisome chez les vertébrés.- Thèses Faculté Sciences, Université Paris, Ser. A, 905: 538 S.; Paris.

VESLING, J. (1664): Observationes anatomicae et epistolae medicae, quas ex schedis Cl. VIRI Aj. RHADIO servatis.- T. BARTHOLINI (Hrsg.); Hafnia 8°.

VIALLETON, L. (1915): Ceinture pectorale et thorax des vertébrés tétrapodes.- B. Mus. Acad. Sci. 7: 170-214; Montpellier.

VIRCHOW, H.J.P. (1914): Über die Alligatorwirbelsäule.- Arch. Anat. Physiol. 1914: 103-142; Leipzig.

VOELTZKOW, A. (1902): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.- 1. Biologie und äußere Körperform von *Crocodilus madagascariensis* Grand..- Abh. S.N.G. 26: 1-150; Frankfurt.

VOELTZKOW, A. & DÖDERLEIN, L. (1902): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.- 3. Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen.- Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges. **26**: 315-336, 1 Taf.; Frankfurt.

VORSTMANN, A.G. (1939): Die Lage des Fettkörpers der Krokodile und seine Entwicklung.- Zool. Anz. **126**: 185-191; Leipzig.

WERMUTH, H. (1952): Systematik der rezenten Krokodile.- Mitt. Zool. Mus. B. **28**: 375-514; Berlin.
WETTSTEIN, O. (1937-1954): Crocodilia.- *In*: W. KÜKENTHAL & T. KRUMBACH (Hrsg.): Handbuch der Zoologie **7** (1): 236-424; Berlin & Leipzig.
WIEDERSHEIM, R. (1909): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 7. Auflage: 935 S.; Jena.

Anschrift des Verfassers:

EBERHARD FREY, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie,
Sigwartstraße 10, D-7400 Tübingen.

ISSN 0341-0145
Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 425	14 S.	Stuttgart, 15. 12. 1988

Psychodiden (Diptera) der Kanarischen Inseln

Psychodidae (Diptera) from the Canary Islands

Von Rüdiger Wagner, Schlitz

Mit 22 Abbildungen

JAN 13 1990 LIBRARIES

Summary

In 1958 Dr. H. F. Jung visited La Palma. He collected and reared the following species of Psychodidae (Diptera): *Satchelliella binunciolata* (Satchell) **comb. nov.**, *Satchelliella tenerifensis* (Satchell), *Vaillantia margaretae* **gen.** et **spec. nov.**, *Mormia tenebrosa* Satchell, *Clogmia albipunctata* (Williston), *Psychoda severini* Tonnoir, *Psychoda cinerea* Banks, *Tinearia alternata* (Say), and *Nemopalpus flavus* Macquart. A description of both sexes of *N. flavus* is provided. This species has apomorphic characters compared with all other known related taxa. With the exception of cosmopolitan species the Canary Islands have an endemic fauna, with closest relatives in North Africa.

Zusammenfassung

Die Bearbeitung des von H. F. Jung 1958 auf der Insel La Palma gesammelten und gezüchteten Psychodiden-Materials ergab folgende Artenliste: *Satchelliella binunciolata* (Satchell) **comb., nov.**, *Satchelliella tenerifensis* (Satchell), *Vaillantia margaretae* **gen.** et **spec. nov.**, *Mormia tenebrosa* Satchell, *Clogmia albipunctata* (Williston), *Psychoda severini* Tonnoir, *Psychoda cinerea* Banks, *Tinearia alternata* (Say) und *Nemopalpus flavus* Macquart. Die Larven der beiden *Satchelliella*-Arten werden erstmals beschrieben. Eine notwendig gewordene erneute Beschreibung beider Geschlechter von *Nemopalpus flavus* Macquart wird vorgelegt. Die Kanarischen Inseln haben, abgesehen von Kosmopoliten, eine endemische Psychodidenfauna. Die nächstverwandten Taxa sind meist in Nord Afrika beheimatet.

1. Einleitung

Zusammen mit den Azoren und der Insel Madeira werden die Kanaren als makaronesische Inseln bezeichnet, da sie sich geologisch und kulturhistorisch ähneln. Die größten und volkreichsten Inseln sind die Kanaren. Ihre exponierte Lage am südwestlichsten Zipfel der paläarktischen Region läßt es immer wieder interessant erscheinen, Faunenteile mit denen der umliegenden Inselgruppen sowie mit den nordafrikanischen und südeuropäischen Regionalfaunen zu vergleichen.

Die ersten faunistischen Mitteilungen zur Psychodidenfauna der Kanaren gab TONNOIR (1921), der 10 Arten aufführte. ABREU (1930) veröffentlichte eine Monographie kanarischer Psychodiden mit hauptsächlich selbst gesammeltem Material. Er beschrieb darin eine ganze Anzahl neuer Arten, deren Identität fraglich bleiben mußte, weil keine Genitalabbildungen gegeben wurden. Die Habitusbilder erlauben aber nur in den seltensten Fällen eine genaue Zuordnung. Leider ist fast die gesamte ABREU'sche Sammlung nicht mehr vorhanden, so daß man selbst bei Erstellung von Synonymen Vorsicht walten lassen muß. Daher habe ich mich auch bei der Erstellung des Psychodiden-Teiles des Kataloges paläarktischer Dipteren (WAGNER, im Druck) dazu entschlossen, die nicht klärbaren Taxa als nomina dubia aufzufassen, wie dies schon TONNOIR (1934) zum Teil tat.

Eine genauere Erforschung unterblieb bis 1955, als SATCHELL neue oder wenig bekannte Psychodiden Nord Afrikas und der Kanaren beschrieb. Er gab die ersten genaueren Beschreibungen und legte Genitalabbildungen vor, die Vergleiche mit anderen Arten ermöglichten. Erst die Aufsammlungen von JUNG aus dem Jahre 1958, der auch einige Arten aus Larven aufziehen konnte, ermöglichen uns einen bessseren Überblick. Wie die Bearbeitung der JUNG'schen Aufsammlungen zeigte, sind aber selbst subrezente Beschreibungen einzelner Arten noch fehlerhaft oder zumindest ergänzungsbedürftig.

Dr. H. F. JUNG weilte im Jahre 1958 für mehrere Wochen auf La Palma und sammelte dort Psychodiden. Aus Larvenzuchten erhielt er eine Reihe von Imagines, so daß man beide Stadien zweifelsfrei einander zuordnen kann. Dieses Material lagerte zum größten Teil unbearbeitet im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart. Dr. B. HERTING hat es mir freundlicherweise zur Bearbeitung überlassen. Es ist damit zum ersten Male möglich, Larven und daraus gezüchtete Imgagines kanarischer Psychodiden zu beschreiben und durch individuelle Präparation Hinweise auf die tatsächliche generische Stellung einzelner Arten zu erhalten.

2. Nachgewiesene Arten

Nemopalpus flavus Macquart (Abb. 1–7)

Material: 1♂, La Palma, Barranco del Rio, 19. 4. 1958; 2♂♂, 4♀♀, ebendort 20. 4. 1958; 10♂♂, 4♀♀, ebendort, 25. 4. 1958; 9♂♂, 2♀♀, ebendort, 28. 4. 1958 (leg. JUNG; 2♂♂, 2♀♀, in coll. WAGNER).

Es liegen zwar gute Deskriptionen jüngeren Datums dieser Art vor (JUNG 1958, 1963), die allein die morphologischen Merkmale der Art beschreiben, eine Interpretation wichtiger Teile aber vermissen lassen. Dies soll im folgenden nachgeholt werden.

Beschreibung

Bei *N. flavus* handelt es sich um eine große, überwiegend hellbraun behaarte Art, die sich im Flügelgeäder und in der Form des Hypopygiums von allen Arten dieser Gattung deutlich unterscheidet.

Kopf: Augen rundlich, der Augenzwischenraum ist etwa so breit wie sechs Facettendurchmesser. Auf ihrer Innenseite sind sie wegen der Antenneninsertionen deutlich eingebuchtet. Scapi nahe beieinander stehend, auf der Stirnmitte inserierend. Pedicelli kugelig. Antennen 16gliedrig. Flagellumglieder länglich, jedes mit einem

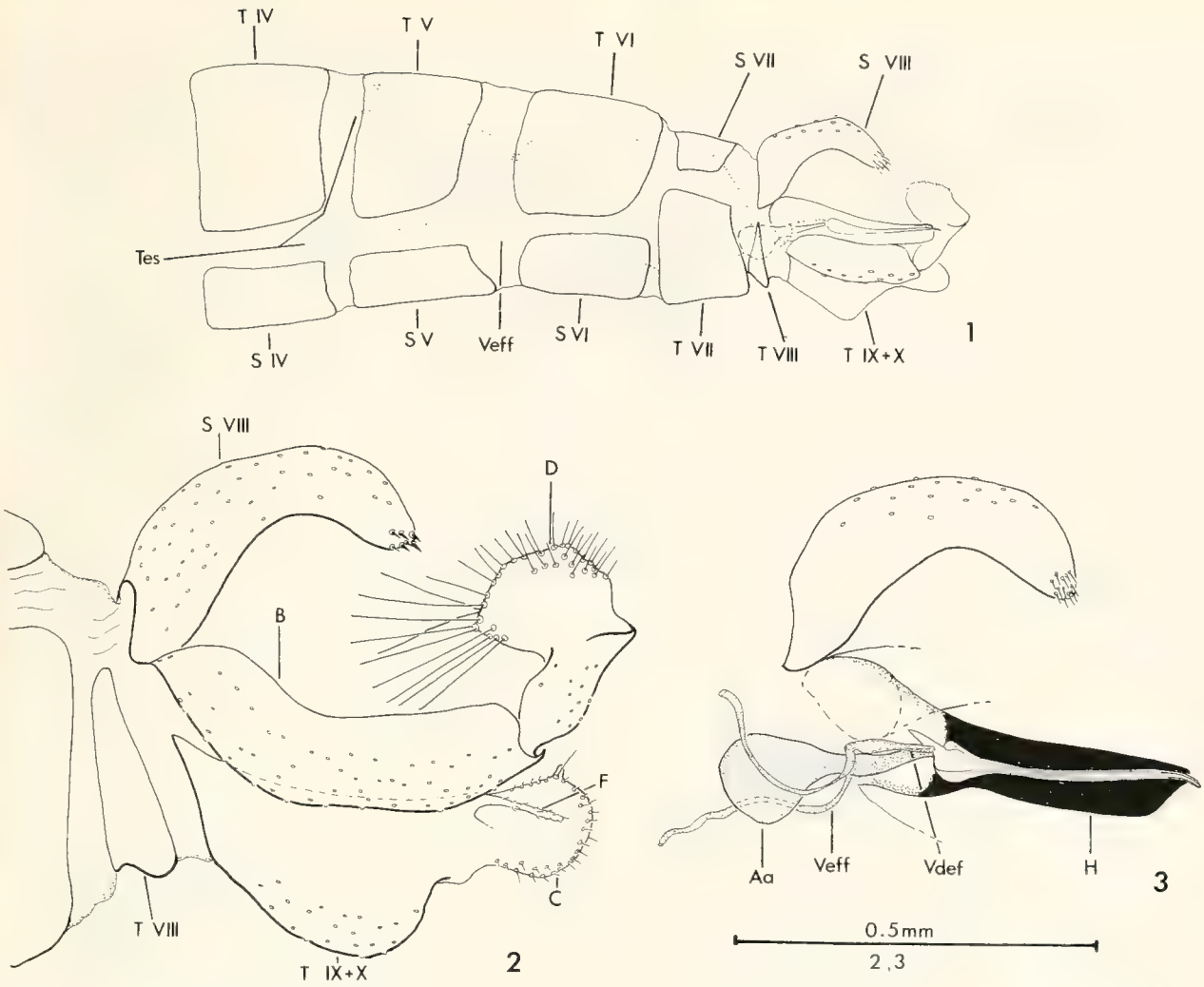


Abb. 1–3. *Nemopalpus flavus* Macquart; ♂. – 1. Abdomen lateral, – 2. Genital lateral, – 3. Sternum VIII und Aedoeagus im Schnittbild. – *Abkürzungen: T* Tergit, *S* Sternit, *IV, V, VI*. . . Segmentnumerierung, *Tes* Testes, *Veff* Vasa efferentia, *Vdef* Vas deferens, *B* Basistylus, *D* Dististylus, *C* Cercus, *F* zylindrischer Fortsatz, *H* Penishülle, *Aa* Aedoeagusapodem.

Paar mehrfach gegabelter Ascoide. 16. Segment mit distalem Apikulus. Palpus aus 5 Segmenten bestehend, Mundwerkzeuge beider Geschlechter nicht stechend.

Thorax wahrscheinlich ohne „Duftorgane". Flügel gattungstypisch langgestreckt, Beine sehr lang.

Abdomen ♂: 7 Tergit-Sternit Paare, entsprechend 7 Segmenten äußerlich unverändert sichtbar, 8. Tergit in der Größe reduziert, 8. Sternit stark umgeformt und funktionell in das Genital einbezogen, an der Spitze mit einem Feld kurzer Borsten. Segment 7 um etwa 90 Grad gegen Segment 6 und Segment 8 um weitere 90 Grad gegen Segment 7 gedreht, so daß das Genital – ungedreht gegen Segment 8 – um insgesamt 180 Grad invertiert ist. Styli im Bereich zwischen Sternit 8 und den Tergiten 9 und 10 liegend. Cerci vertikal flächig ausgebildet und mit einem kurzen Borstensaum ausgestattet. Lateral von den Cerci befindet sich ein Paar kurzer zylindrischer Fortsätze, die möglicherweise Homologa der Cercopoden der Psychodinae sind.

Die inneren Geschlechtsorgane bestehen aus zwei kleinen zylindrischen Hoden, die etwa im Bereich des 4. Abdominalsegmentes liegen und von denen je ein Vas deferens zur „Spermapumpe" (ob es sich dabei um eine Pumpe wie bei den Phlebotominae handelt, kann im Moment nicht eindeutig beantwortet werden) führt. Auch

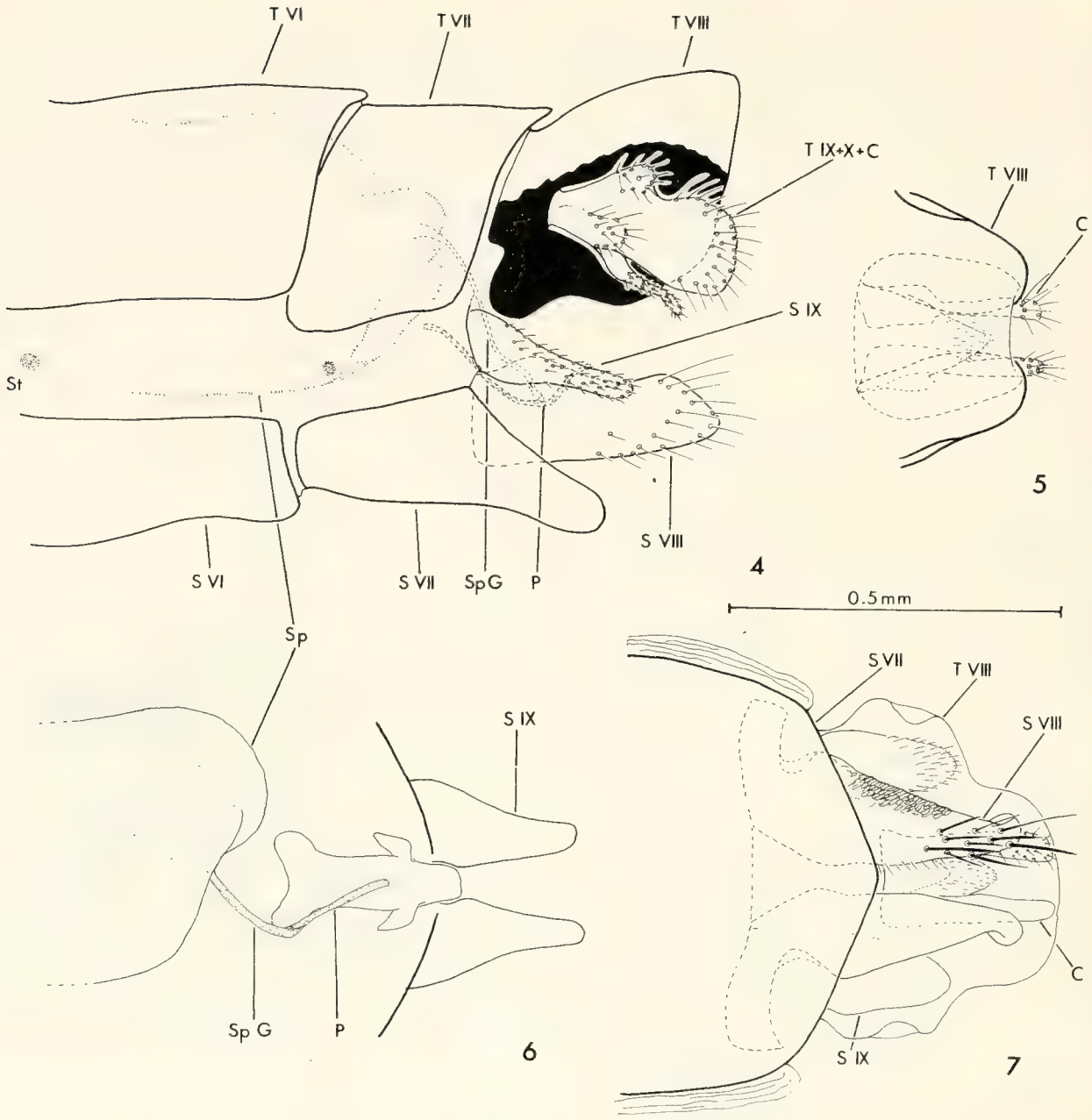


Abb. 4–7. *Nemopalpus flavus* Macquart; ♀. – 4. Abdomenende lateral, – 5. Abdomenspitze dorsal, – 6. Sternit IX und innere Genitalteile ventral, – 7. Abdomenende ventral. – *Abkürzungen: T* Tergit, *S* Sternit, *VI, VII, VIII*. . . Segmentnumerierung, *C* Cerci, *P* unpaare Platte, *Sp* Spermatheka, *SpG* Spermathekengang, *St* Stigma.

aus der Drehung beider Vasa umeinander kann man auf das Hypopygium inversum schließen. Beide Ausführgänge vereinigen sich morphologisch ventral des länglichen Aedoeagusapodems zu einem einzigen kurzen Gang. Dieser mündet in einen weiteren unpaaren Ausführgang, der von einer festen Hülle umgeben ist. Stigmata der Segmente 2–6 vorhanden.

Abdomen ♀: Aus 8 äußerlich sichtbaren Segmenten besteht das weibliche Abdomen. Sternit 7 leicht zungenförmig caudad verlängert. Tergit 8 von normaler Größe, die folgenden Segmente und die Cerci versteckend. Sternit 8 zweigeteilt. Lateral davon zwei weitere, dorsoventral abgeflachte Stücke, die das 9. Sternum repräsentieren. Vom 8. Tergit verdeckt sind die Cerci, sowie ein Komplex mit paarigen zylindrisch gebogenen Fortsätzen, der den Tergiten 9 und 10 entspricht. Stigmata der Segmente 2 bis 7 vorhanden.

Die inneren Geschlechtsorgane beginnen von caudad mit einer zwischen den beiden Teilen des 8. Sternites liegenden länglichen Platte, die zwei Paare von Fortsätzen besitzt, das hintere spitz endend, das vordere abgerundet. Ein kurzer Gang führt zu einem riesigen Receptaculum, das den größten Teil des Abdomens einnimmt.

Verwandtschaftsbeziehungen

Im Vergleich mit anderen *Nemopalpus*-Arten haben wir bei *N. flavus* es mit einer Art zu tun, die innerhalb der Unterfamilie in beiden Geschlechtern eine ganze Reihe abgeleiteter Merkmale aufweist. So ist beim Männchen das Sternit 8 funktionell in das Genital einbezogen – Tergit 8 ist verkleinert. Die Vasa efferentia sind verkürzt, so daß die Hoden im 4. Abdominalsegment zu liegen kommen, während sie sonst im Bereich des 2. Abdominalsegmentes angetroffen werden. Beim Weibchen sind ebenfalls die distalen Abdomensegmente verkleinert. Es sind nur 8 äußerlich gut erkennbare Segmente vorhanden, Sternite 8 und 9 zweigeteilt. Das 8. Segment von *N. flavus* ist zum Beispiel wie das 9. Segment von *N. orientalis* Tonnoir gestaltet. Möglicherweise übernimmt es Funktionen des 9. Segmentes anderer Arten bei der Eiablage. Das Receptaculum ist erstaunlich groß und der Gang zu ihm kurz.

Satchelliella binunciolata (Satchell 1955) **comb. nov.** (Abb. 8–14)

Material: 34♂♂, La Palma, Barranco del Rio, 9. 4. 1958; 2♂♂, ebendort, 10. 4. 1958; 10♂♂, ebendort, 15. 4. 1958; 8♂♂, ebendort, 16. 4. 1958; 2♂♂, ebendort, 19. 4. 1958; 2♂♂, ebendort, 25. 4. 1958; 1♂, ebendort, 29. 4. 1958 (aus Puppe gezüchtet); 16♂♂, La Palma, Barranco de los Mastrantes, 19. 4. 1958 1♂, La Palma, Barranco del Aqua, 21. 4. 1958 2♂♂, La Palma, Barranco del Cubo de la Galga (leg. Jung).
Aus Larvenzuchten vom Baranco del Rio: 1♀, 20. 4. 1958; 1♂, 21. 4. 1958; 1♀, 27. 4. 1958; 2♂♂, 3♀♀, 1. 5. 1958; 1♂, 2♀♀, ohne Datum; diverse Larven und Exuvien aus Zuchten.

Beschreibung

Imago ♂: Kopf mit einer Augenbrücke, die aus 4 Facettenreihen gebildet ist. Interokularraum hat die Breite von 4 Facettendurchmessern, er ist weit U-förmig gebogen. Längenverhältnis der Antennenglieder: 30–26–23–20–20–20–19–19–19–18–17–15–15–11–11–18. Das letzte Glied besitzt einen sphärischen Basalteil und einen ebenso langen, schmalen Distalteil. Die Antennenglieder 4–13 tragen je ein Paar einfacher fingerförmiger Ascoide. Palpenformel: 36–54–54–93.

Flügel: Index 2.24; mittlerer Winkel 180°; Länge 2.5 mm.

Genital: Das 9. Tergum ist etwa so lang wie breit und in der Nähe des Vorderrandes leicht eingebuchtet. Die ansitzenden Cercopoden sind etwa 4–5mal so lang wie breit und wenig gebogen. An ihrem Ende befinden sich 3 unterschiedlich große Retinacula, 2 gleich große vordere sowie ein kleines distales. Zwischen den Cercopoden sitzt das 10. Tergum an, das ebenfalls basal leicht aufgetrieben ist, aber in eine verhältnismäßig lange, zylindrische, leicht behaarte Spitze ausläuft. Die Sternalbrücke ist fast über ihre gesamte Breite gleichmäßig dünn. Die Basistyli sind kräftig gebaut und etwa 1.5mal so lang wie breit. Ihr innerer Rand verläuft fast gerade, während der äußere Rand deutlich gebogen erscheint. Die Dististyli sind 3.5–4mal so lang wie ihre größte Breite, der basale Bereich ist aufgetrieben, und erst knapp hinter der Mitte verjüngt er sich in eine leicht nach innen gebogene Spitze. Der Bau des Aedoeagus unterscheidet sich von dem der meisten anderen *Satchelliella*-Arten. Die

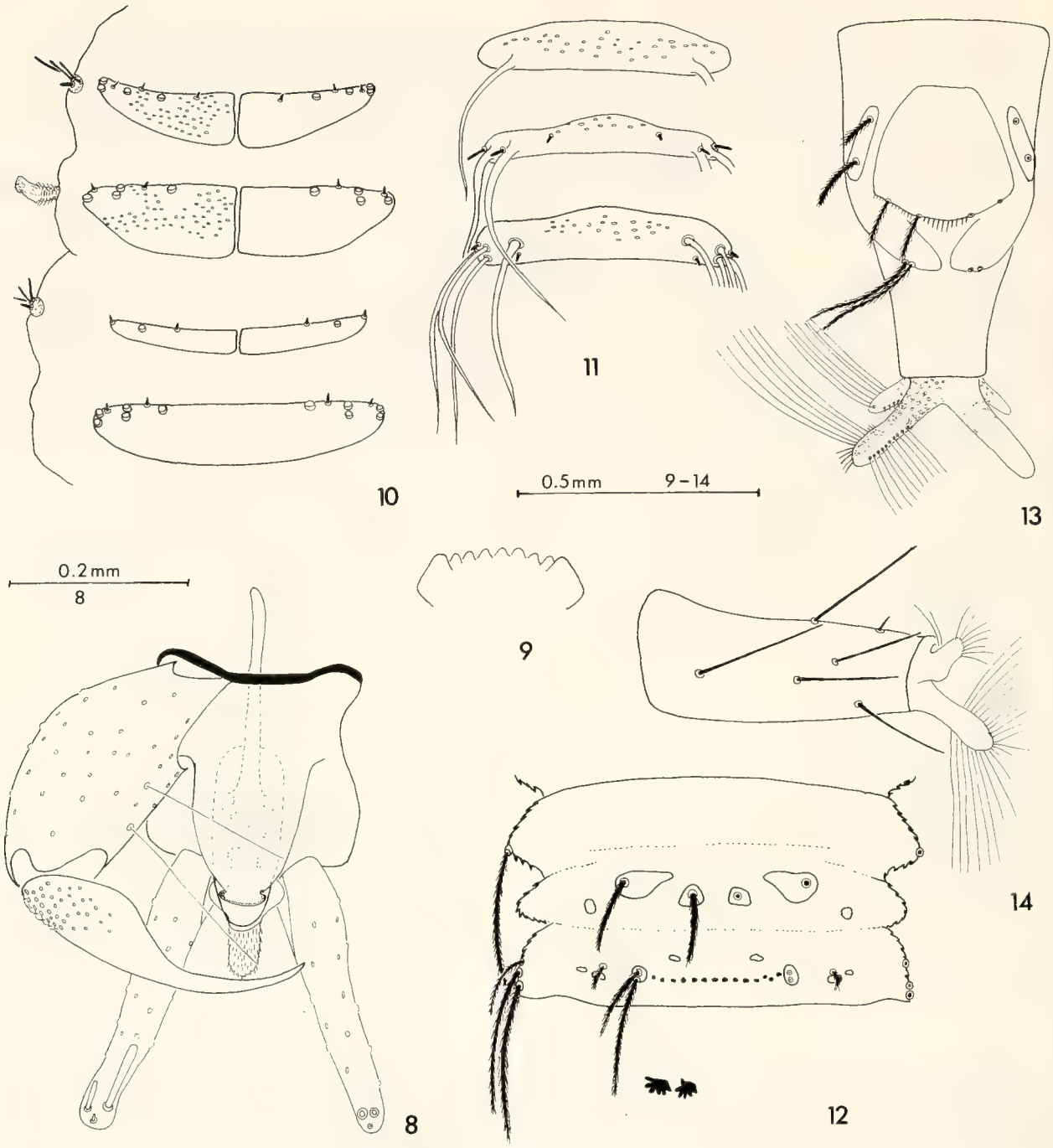


Abb. 8–14. *Satchelliella binunciolata* (Satchell). – 8. Genital ♂, ventral. – 9–14. Larve 4. Stadium. – 9. Labium, – 10. Tergite von Pro- und Mesothorax, – 11. Tergite Abdominalsegment IV, – 12. Abdominalsegment IV, ventral, Chitinplättchen vergrößert; – 13. Siphonalsegment ventral, – 14. Sphonalplatte und Flabellarapparat lateral. – Beborstung nur zum Teil gezeichnet.

basale Spatula ist sehr schmal und erstreckt sich distad bis hin zum Öffnungsbereich des Aedoeagus. Dort geht sie in ein V-förmiges Stück über, das offensichtlich mit dem Öffnungsmechanismus des Aedoeagus in Verbindung steht. Darunter liegt eine spitz zulaufende Struktur, die über den Distalteil des Aedoeagus hinausreicht und sicher mit dem Tegmen anderer Dipteren-Gruppen homolog ist. Durch Muskelzug am Basalteil der Spatula wird der ventrale Teil des Aedoeagus nach oben gezogen und somit der Ductus ejaculatorius geöffnet.

Larve des IV. Stadiums: Zur Beschreibung wird eine Larve herangezogen, aus der H. F. Jung eine männliche Imago gezogen hat. – Der Kopf ist ähnlich dem anderer *Satchelliella*-Arten. Die Antennen besitzen mehrere Sensillen. Das Hypo-

stom ist einfach gebaut und es besitzt in seinem mittleren Teil eine einzige Reihe kurzer, distal abgerundeter Zähne, deren Zahl 7 bis 8 beträgt. Die prothorakalen Stigmentträger sind etwa 3mal so lang wie breit. Das prothorakale Mesotergit trägt 7 Hauptborsten, von denen die Borsten 1, 3 und 5 als kleine Börstchen ausgebildet sind; die anderen sind von normaler Länge. Das prothorakale Metatergit besitzt 6 Borsten, von denen die 15. und 18. als kleine Börstchen ausgebildet sind. Das mesothorakale Protergit trägt 3 Borsten, von denen die Borsten 1 und 3 kleine Börstchen sind. Das mesothorakale Metatergit trägt 7 Borsten, von denen Nummer 11 und 14 als Börstchen ausgebildet sind. Die Protergite aller Abdominalsegmente sind ohne Hauptborsten, sie besitzen aber jedes ein Paar langer Nebenborsten. Die Mesotergite tragen ebenfalls alle 2 Paare langer Nebenborsten, die Metatergite wiederum besitzen keine. Die 3 Paare Hauptborsten der Mesotergite sind als kleine Börstchen ausgebildet. Von den Hauptborsten der Metatergite sind Nr. 8 und 11 nur als Börstchen vorhanden, der Rest sind normal lange Hauptborsten. Die Ventralansicht eines Abdominalsegmentes zeigt Abb. 12. Daraus wird deutlich, daß die Borsten 5 auf einer einzigen großen Platte, an deren lateralem Rand stehen. Auf einer eigenen Platte, aber in deren Mitte befinden sich auch die Borsten 6, die sich in der Länge kaum von den Borsten 5 unterscheiden. Die Borsten 16 der Metatergite sind relativ klein, die Borsten 17 und 18, beide mindestens 3mal so lang wie Borste 16, stehen gemeinsam auf einer Platte. Zwischen diesen liegt eine Reihe stark sklerotisierter Plättchen, die kammförmige Fortsätze tragen. Die Siphonalplatte trägt keine Nebenborsten. Die Flabellarfortsätze sind verhältnismäßig kurz. Das untere Paar ist dabei etwa 3mal so lang wie das obere. Die Präanalplatte ist mehr oder weniger oval, aber an ihrer Vorderseite kaum gerundet. An ihrem Hinterende findet man zwei Paar Hauptborsten, die mit langen Haaren besetzt sind. Lateroanale Platten lang und schmal, genauso wie die Adanalplatten mit je 2 Paaren langer Hauptborsten.

Puppe: Die Puppe ähnelt der vieler anderer Pericomini. Generische Merkmale konnten nicht festgestellt werden.

Verwandtschaftsbeziehungen

S. binunciolata (Satchell) wurde aufgrund der geringen Anzahl der Retinacula der Männchen von VAILLANT in die Gattung *Szaboiella* (VAILLANT 1971) gestellt. Ein wichtiges Merkmal dieser Gattung sind die blattförmigen Tergalborsten der Larven. Diese sind bei der vorliegenden Art nicht vorhanden. Das Fehlen dieses wichtigen Merkmales, aber auch die allgemeine morphologische Ähnlichkeit mit anderen Arten der Gattung *Satchelliella* (VAILLANT 1971) – sowohl als Larve als auch als Imago – haben mich bewogen, die generische Zuordnung der Art zu verändern. Die Konstruktion des Genitals, besonders des Aedoeagus, belegt aber auch, daß *S. binunciolata* nur geringe Verwandtschaftsbeziehungen zu den europäischen und westpaläarktischen Taxa dieser Gattung aufweist. Die lange, schlanke Spatula des Aedoeagus, die kaum erkennbaren inneren Lamellen lassen Beziehungen zu einigen ostnearktischen und ostmediterranen Pericomini vermuten. Diese Hypothese müßte aber durch weitere genitalmorphologische Untersuchungen an potentiellen Verwandten untermauert werden.

Satchelliella tenerifensis (Satchell 1955) (Abb. 15–19)

Material: 6♂♂, La Palma, Barranco del Rio, 9. 4. 1958; 2♂♂, ebendort, 10. 4. 1958; 5♂♂, ebendort, 15. 4. 1958; 1♂, ebendort, 25. 4. 1958; 14♂♂, ebendort, 15./19. 4. 1958 und

ohne Datum; 2♂♂, La Palma, Barranco de los Mastrantes, 19. 4. 1958; 3♂♂, La Palma, Barranco del Aqua, 21. 4. 1958; 4♂♂, La Palma, Baranco del Cubo de la Galga, 4. 1958 (leg. JUNG). 1♂, Kanarische Inseln, Las Inercluchas, 23. 9. 1956 (leg. FERNANDEZ). Diverse Larven und Exuvien aus Zuchten.

Beschreibung

Imago ♂: Kopf: Die Augenbrücke besteht aus 4 Facettenreihen, Interokularraum weit U-förmig. Augenabstand gleich 3.5 Facettendurchmesser. Längenverhältnis der Antennenglieder: 30–23–22–22–22–22–22–20–21–19–19–18–16–14–11–15. Die Antennenglieder 4–13 tragen je ein Paar einfacher fingerförmiger Ascoide. Die distalen Glieder 14, 15 und 16 sind gegenüber den anderen Segmenten deutlich verkürzt. Das 15. ist annähernd kugelförmig, das 16. besitzt einen sphärischen Basalteil und einen zylindrischen Apikulus. Deutliche Reduktionstendenzen an der Antennenspitze. Relative Längenverhältnisse der Palpenglieder: 30–47–50–74.

Thorax ohne Artkennzeichen. Flügel: Index 2.28; mittlerer Winkel 180°; Länge 2.5–2.7 mm.

Genital: 9. Tergum etwa so lang wie breit, rechteckig. Die Cercopoden sind etwa 1.5mal so lang wie das 9. Tergum und sehr schlank. An ihrem distalen Ende sitzen 9–10 Retinacula, die auf ihrer gesamten Fläche beborstet sind. Das 10. Tergum ist basal verbreitet, läuft aber in einem langen, konischen, behaarten Distalteil aus. Das Sternalband ist relativ schmal und in der Nähe der Einlenkung der Basistyli deutlich verbreitert. Die Basistyli sind leicht gebogen und etwa 2mal so lang wie breit. Dististyli etwa so lang wie die Basistyli, aber deutlich schlanker. Sie sind leicht einwärts gebogen und werden über ihre gesamte Länge gleichmäßig dünner. Der Aedoeagus ist ähnlich dem von *S. binunciolata.* Die basale Spatula ist lang und an ihrem distalen Ende inserieren zwei laterale Stücke, die den ventralen Teil des Aedoeagus heben und senken. Diese Teile sind nicht so stark sklerotisiert wie bei anderen westpaläarktischen Arten.

Larve IV: Für die Beschreibung wurde eine Larve benutzt, aus der H. F. JUNG eine männliche Imago zog. – Die Kopfkapsel ist in Form und Chaetotaxie ähnlich der anderer *Satchelliella*-Arten. Das Hypostom besteht aus einer einzigen Reihe mehr oder weniger abgerundeter Zähne, deren Zahl zwischen 8 und 10 betragen kann. Prothorakales Mesotergit mit 7 Hauptborsten, Nr. 1, 3 und 5 aber nur etwa halb so lang wie die anderen. Von den 6 Borsten des prothorakalen Metatergites sind Nr. 15 und 18 kleine Börstchen. Das mesothorakale Mesotergit hat 3 Hauptborsten, von denen Nr. 1 ein sehr kleines Börstchen ist, während Nr. 3 in seiner Länge nicht ganz an die restlichen Hauptborsten heranreicht. Das mesothorakale Metatergit trägt 7 Borsten, Nr. 11 und 14 sind kleine Börstchen. Die Pro- und Mesotergite der anderen Abdominalsegmente sind mit je 2 Paar Nebenborsten bestückt. Auf den Meso- und Metatergiten sind die Borsten, 2, 3, 4, 8 und 11 weniger als halb so lang wie die anderen. Der schlechte Zustand der Exuvie läßt keine genaue Beschreibung des Siphonalsegmentes und dessen Beborstung zu.

Puppe: Die Puppe weist, wie die aller anderer Arten der Gattung keine arttypischen Merkmale auf.

Verwandtschaftsbeziehungen

S. tenerifensis ist, nach dem Bau der Genitalien und besonders des Aedoeagus zu urteilen, eng mit *S. binunciolata* verwandt. Beide weisen die beschriebenen Eigen-

heiten im Bau des Aedoeagus auf, die darauf schließen lassen, daß sie mit ostnearktischen Elementen näher verwandt sind, als mit dem Groß der Arten der westlichen Paläarktis.

Satchelliella spec.

Material: 13♀♀, La Palma, Barranco del Rio, 9. 4. 1958; 5♀♀ ebendort, 10. 4. 1958; 1♀, ebendort, 15. 4. 1958; 1♀, ebendort, 19. 4. 1958; 1♀, ebendort, 25. 4. 1958; 2♀♀, La Palma,

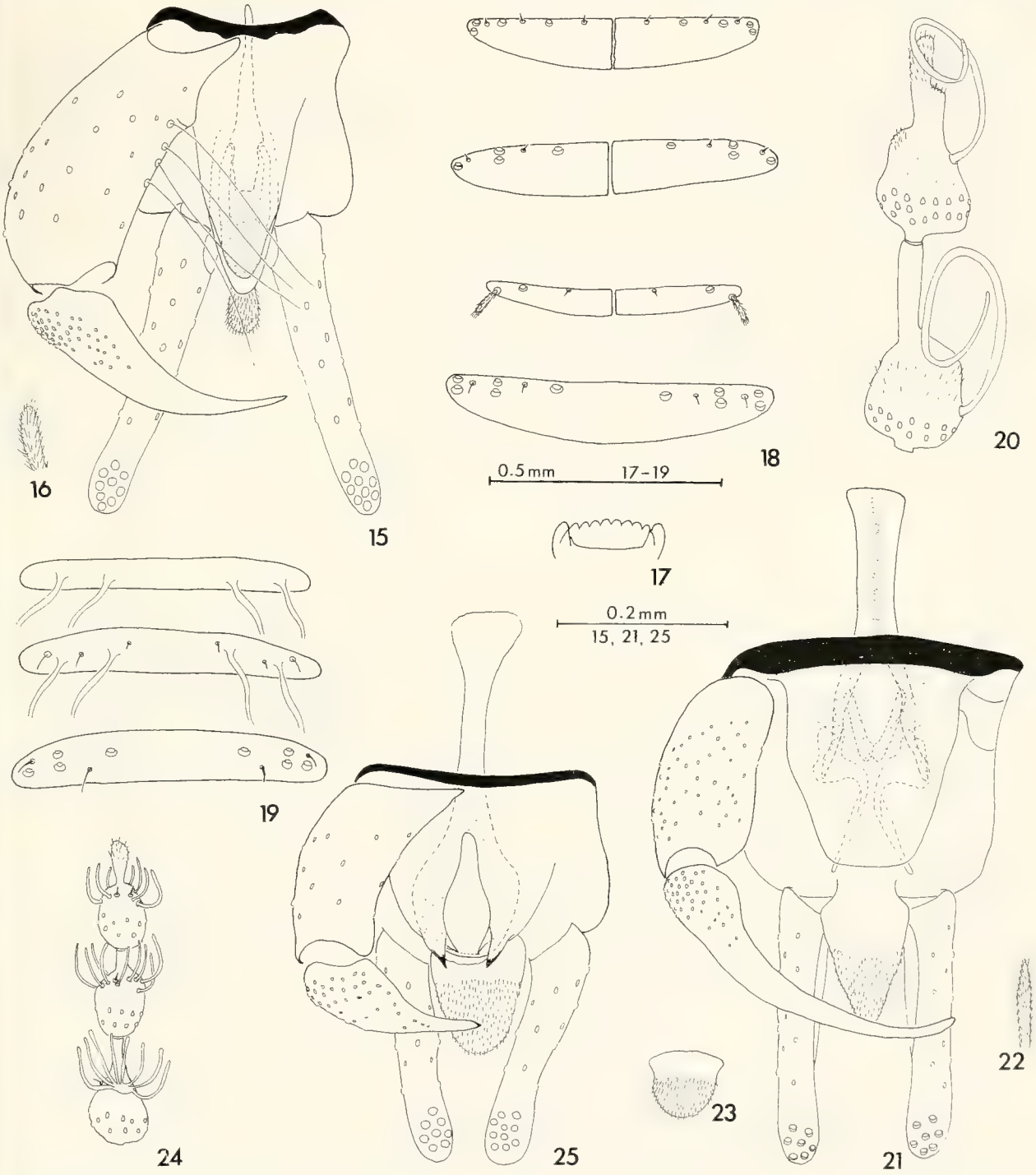


Abb. 15–19. *Satchelliella tenerifensis* (Satchell). – 15. Genital ♂, ventral; – 16. Spitze eines Retinaculums. – 17–19. Larve 4. Stadium. – 17. Labium, – 18. Tergite von Pro- und Mesothorax, – 19. Tergite Abdominalsegment IV.

Abb. 20–23. *Vaillantia margaretae* gen. nov. et spec. nov. – 20. Antennenglieder 15 und 16, – 21. Genital ♂, ventral; – 22. Spitze eines Retinaculums, – 23. Subanalplatte.

Abb. 24–25. *Mormia tenebrosa* Satchell. – 24. Antennenglieder 14–16, – 25. Genital ♂, ventral.

Barranco del Cubo de la Galga, 4. 1958; 9 ♀♀, La Palma, Barranco de los Mastrantes, 19. 4. 1958; 1♀, La Palma, Barranco del Aqua, 21. 4. 1958 (leg. Jung).

Vaillantia **gen. nov.**

Derivatio nominis: Herrn Prof. Dr. F. Vaillant (Montbonnot, Frankreich) gewidmet.

Gattungsdiagnose

Imago ♂: Augenbrückenteile in der Kopfmitte einander stark genähert. Das 3. Antennenglied ist verlängert flaschenförmig, die folgenden sind asymetrisch flaschenförmig und kürzer als das 3. Das apikale Glied besitzt einen kleinen subapikalen Höcker, der mit zahlreichen Borsten besetzt ist. Die Ascoide sind einfach, aber sehr lang und spiralförmig gedreht. Kopf und Thorax sind ohne pheromon-bildende Organe.

Im Bau des Genitals, besonders des Aedoeagus, weicht die neue Gattung von anderen ab. Zwischen den Basistyli, die basal weit voneinander getrennt sind, im Anschluß an das Sternalband, liegt eine schwach sklerotisierte, breite Poststernalplatte. Morphologisch über ihr befinden sich alle beweglichen Teile des Aedoeagus. Die basale Spatula ist Y-förmig. An ihrem distalen Ende ist ein Paar unterschiedlich geformter Parameren eingelenkt. Zwischen der Spatula und den zu einer Brücke verwachsenen dorsalen Apodemen der Basistyli, liegt eine V-förmige Furka, ähnlich wie in der Gattung *Jungiella* Vaillant.

Differentialdiagnose

Am nächsten ist mit der neuen Gattung, das Genus *Jungiella* Vaillant verwandt. Folgende Merkmale unterscheiden *Vaillantia* von *Jungiella:* – 1. Das Fehlen von Cornicula am Kopf der Männchen; – 2. Antennenglied 3 ist flaschenförmig und länger als alle folgenden Segmente; – 3. Alle Antennenglieder besitzen ein Paar einfacher, sehr langer Ascoide; – 4. V-förmige Furka; – 5. Y-förmige Spatula mit zwei eingelenkten Parameren; – 6. Auffallend große Poststernalplatte.

Species typica: *Vaillantia margaretae* **spec. nov.**

Eingeschlossene Arten: *V. margaretae* spec. nov. (Kanarische Inseln); *V. fraudulenta* (Satchell) (Nord-Afrika) **comb. nov.**

Vaillantia margaretae **spec. nov.** (Abb. 20–23)

Derivatio nominis: Frau Margarete Derbsch, einer Mitarbeiterin an der Limnologischen Flußstation (Schlitz) in Freundschaft gewidmet.

Material: Holotypus 1♂, La Palma, Barranco del Rio, 15. 4. 1958; Paratypus 1♂, La Palma, Thilo, geschlüpft aus Zucht 20. 8. 1958; 1♀, 21. 4. 1958, La Palma, Thilo. geschlüpft 19. 8. 1958 (leg. Jung).

Beschreibung

Imago ♂: Augenbrückenteile aus 5 Facettenreihen bestehend. Augenabstand weniger als 2 Facettendurchmesser. Scapus kurz zylindrisch, Pedicellus kugelig. Postpedicellus besonders lang und schlank, symmetrisch flaschenförmig. Relative Längenverhältnisse der Antennenglieder: 35–17–50–40–40–40–40–38–36–

36–36–34–34–31–30–30. Alle Flagellum-Glieder besitzen ein Paar langer, spiralförmig gedrehter Ascoide. Das distale Glied hat einen kurzen subapikalen Höcker, der mit zahlreichen Sensillen besetzt ist. Relative Längenverhältnisse der Palpenglieder: 24–48–50–80. Kopf ohne Duftorgane.

Thorax ohne Artmerkmale. Flügel: Länge 2.0 mm; mittlerer Winkel 150°; Flügelindex 2.9.

Genital: 9. Tergum annähernd rechteckig, etwas breiter als lang. Subanalplatte abgerundet. 10. Tergum spitz endend, etwa halb so lang wie die Cercopoden. Diese sind relativ kurz und schlank, kaum länger als das 9. Tergum. An ihrem Ende sitzen 7 Retinacula, die über ihre gesamte Länge behaart sind. Die Sternalbrücke ist gleichmäßig breit und stark sklerotisiert. Distal darauf folgt eine weniger stark sklerotisierte poststernale Platte, unter der die beweglichen Teile des Aedoeagus liegen. Die Basistyli sind 2mal so lang wie breit, zylindrisch und leicht nach innen gebogen. Die Dististyli sind fast 2mal so lang wie die Basistyli, sehr schlank und leicht gebogen. Der Aedoeagus besteht aus einer basalen, Y-förmigen Spatula, an deren distalem Ende ein Paar sensenförmig gebogener Parameren eingelenkt sind, deren Spitzen nach außen weisen. In der Nähe der Einlenkung der Parameren setzt eine V-förmige Furka an, die den Aedoeagus und die verwachsenen dorsalen Apodeme der Basistyli gelenkig verbindet. Ob die Furka bereits zu einem einzigen Stück verwachsen ist, kann nicht eindeutig entschieden werden.

Larven und Puppe dieser Art sind noch unbekannt.

Verwandtschaftsbeziehungen

V. margaretae spec. nov. ist offensichtlich ein Endemit der Kanarischen Inseln. Die nächstverwandte Art ist sicher *V. fraudulenta* (Satchell), die bisher aus Algerien (Satchell 1955) und Tunesien nachgewiesen werden konnte (Wagner 1987). Beide Arten sind aufgrund der oben genannten generischen Merkmale den Telmatoscopini zuzuordnen. Diese Gattungsgruppe wird aber von den meisten Autoren, die sich mit phylogenetischen Fragestellungen bei Psychodiden beschäftigten, als eine sicher polyphyletische Sammelgruppe angesehen. Als einzige Gattung, neben *Jungiella* hat *Vaillantia* zu einer Brücke verwachsene basale Apodeme der Basistyli und zwischen dieser und dem Aedoeagus liegt eine Furka. Zoogeographisch ist sie von ihren wahrscheinlich nächstverwandten Taxa ebenfalls gut getrennt; während *Vaillantia* offensichtlich ein nordafrikanisch-kanarisches Element ist, leben die *Jungiella*-Arten, mit einer Ausnahme, im europäisch-westpaläarktischen Raum. Ob beide mit *Panimerus* verwandt sind, kann wegen der geringen Zahl morphologisch phylogenetischen Arbeiten zur Zeit nicht entschieden werden.

Mormia tenebrosa Satchell 1955 (Abb. 24–25)

Material: 1♂, La Palma, Barranco del Rio, 9. 4. 1958; 3♂♂, 2♀♀, La Palma, Barranco del Rio, 1. 5. 1958 aus Zucht; 1♂, La Palma, Barranco del Rio, 19. 4. 1958; 1♂ ebendort, 25. 4. 1958; 1♂, geschlüpft aus Zucht, Material vom Barranco del Rio, am 17. 5. 1958 (leg. Jung).

Clogmia albipunctata (Williston) 1893

Material: 2♀♀, La Palma, Santa Cruz, in Häusern, 14. 4. 1958 (leg. Jung).

Psychoda severini Tonnoir 1940

Material: 1♂, 10♀♀, La Palma, Barranco del Rio, 9. 4. 1958; 4♂♂, 13♀♀, ebendort, 10. 4. 1958; 16♂♂, 19♀♀, ebendort, 15. 4. 1958; 2♀♀, La Palma, Asomada Alta, 1043 m. N.N., 15. 4. 1958; 5♀♀, La Palma, Barranco del Corcho, 13. 4. 1958; 5♂♂, 4♀♀, ebendort, 16. 4. 1958; 3♀♀, La Palma, Barranco del Cubo de la Galga, 4. 1958; 26♂♂, 34♀♀, La Palma, Barranco de los Mastrantes, 19. 4. 1958; 1♂, 5♀♀, La Palma, Barranco del Aqua, 21. 4. 1958 (leg. Jung).

Psychoda cinerea Banks 1894

Material: 2♂♂, La Palma, Barranco del Rio, 9. 4. 1958; 1♂, ebendort, 10. 4. 1958; 4♂♂, 3♀♀, La Palma, Barranco del Corcho 13. 4. 1958 (leg. Jung).

Psychoda spec.

Material: 2♀♀, La Palma, Baranco del Rio, 9. 4. 1958; 1♀, ebendort, 15. 4. 1958; 1♀, ebendort, 19. 4. 1958; 1♀, La Palma, ohne Fundort und Datum; 1♀, La Palma, Corcho, 13. 4. 1958 (leg. Jung).

Tinearia alternata (Say) 1824

Material: 1♂, 3♀♀, La Palma, Barranco del Rio, 13. 4. 1958; 3♂♂, 1♀, La Palma, Barranco del Corcho, 13. 4. 1958 (leg. Jung).

3. Zoogeographie der Kanarischen Psychodiden

Die Psychodidenfauna der kanarischen Inseln ist mit 14 sicher nachgewiesenen Taxa im Vergleich zu derjenigen Nord-Afrikas (25) artenarm, besitzt aber deutlich mehr bisher nachgewiesene Arten als die Azoren (6) oder Madeira (8) (Eaton 1893–1898, Nielsen 1964, Sarà 1965, Vaillant 1954, 1958).

Arten, die in all diesen Gebieten leben, sind meist Vertreter des Tribus Psychodini, dessen Spezies – zum Teil anthropogen bedingt – Kosmopoliten sind. *Tinearia alternata* (Say) ist eine dieser Arten. Eine nahe Verwandte, *T. lativentris* (Berdén), ist bisher zwar aus Nord-Afrika, aber noch von keiner der makaronesischen Inseln gemeldet worden. *Psychoda severini* Tonnoir, *P. cinerea* Banks und *P. albipennis* Zetterstedt sind wahrscheinlich auf allen Inselgruppen verbreitet, obwohl ein Nachweis von Madeira noch aussteht. Ihre Larven und Eier können schon mit kleinsten Mengen faulenden Materials verschleppt werden. Weitere Psychodini sind zwar von den Kontinenten, nicht aber von den Inselgruppen gemeldet.

Die ebenfalls euryöke Larven besitzende *Clogmia albipunctata* (Williston), die alle tropischen und subtropischen Gebiete der Erde besiedelt, ist von den Azoren und Madeira nicht gemeldet, aber wahrscheinlich auch dort verbreitet. Eine weit (holarktisch?) verbreitete Art ist auch *Paramormia ustulata* (Walker). Sie wird auf Madeira von der morphologisch deutlich verschiedenen *P. cornuta* (Nielsen) ersetzt. Keines der beiden Taxa ist bisher von den Azoren oder Kanaren gemeldet.

Aus den Tribus Pericomini und Telmatoscopini sind folgende Gattungen nicht auf den Inselgruppen vertreten: *Thornburghiella* Vaillant, *Szaboiella* Vaillant, *Pericoma* Eaton, *Jungiella* Vaillant, *Panimerus* Eaton und *Telmatoscopus* Eaton leben nur auf dem afrikanischen und dem europäischen Kontinent.

Die Gattung *Satchelliella* Vaillant besitzt nur die beiden oben beschriebenen Arten auf den kanarischen Inseln, sie fehlt auf den Azoren und Madeira. Innerhalb der Gat-

tung nehmen die kanarischen Arten aufgrund der beschriebenen Strukturen des Aedoeagus eine Sonderstellung ein. Wahrscheinlich sind sie mit den europäischen Vertretern der Gattung weniger nahe verwandt, als mit einigen ostmediterranen und nearktischen Elementen. Diese Vermutung muß aber erst durch weitere Untersuchungen untermauert werden.

Deutliche Verbindungen zu auf Kontinenten lebenden Arten findet man in anderen Gattungen. Die beiden in die Gattung *Vaillantia* gen. nov. eingeschlossenen Arten sind nächstverwandt. *V. margaretae* spec. nov. ist sicher endemisch auf den Kanarischen Inseln, während *V. fraudulentus* in Algerien und Tunesien gefunden wurde und sicher auch in geeigneten Gewässern Marokkos lebt.

Ähnlich nahe verwandt sind die kanarische *Mormia tenebrosa* und die aus Tunesien beschriebene *M. similis*, sowie *Tonnoiriella mollis* (Kanarische Inseln) und *T. atlantica* (Nord-Afrika). Nachweise von Vertretern dieser Gattungen fehlen bisher von den Azoren und Madeira.

Auf den Kanaren und den Azoren fehlt die Gattung *Clytocerus* Eaton, die auf Madeira und in Nord-Afrika nahe verwandte Arten aufweist. Ausschließlich auf Madeira beschränkt ist nach den bisher bekannten Untersuchungen die Gattung *Nielseniella* Vaillant, die dort mit zwei endemischen Vertretern lebt. Die nächstverwandte (?) Art soll in Japan beheimatet sein.

Wenig aussagekräftig sind Nachweise von *Philosepedon „humeralis"* von allen Inseln, denn die *„humeralis"*-Gruppe ist inzwischen revidiert (VAILLANT 1971–1983), aber keine Individuen von Inseln dieses Bereiches wurden dabei berücksichtigt. Da die „Art" *P. humeralis* in eine Reihe von Taxa aufgespalten wurde, die zum Teil sehr kleine Areale besiedeln, sind sicher auch von den genannten Inselgruppen noch neue Arten zu beschreiben. Erst weitere Aufsammlungen werden zu einer sicheren Klärung dieser Annahme führen.

Einziger bekannter paläarktische Vertreter der Unterfamilie Bruchomyiinae ist *Nemopalpus flavus* Macquart. Seine Stellung als „plesiomorphe Art" ist mit der hier gegebenen Beschreibung nicht zu bestätigen. Sicher hat sie sich als Vertreterin der Unterfamilie Bruchomyiinae eine Reihe plesiomorpher Merkmale erhalten, doch ist sie andererseits eine Spezies mit vielen abgeleiteten Strukturen, die innerhalb der Unterfamilie relativ isoliert zu sein scheint, weil unter anderem die Verkürzungstendenzen im Abdominalbereich weiter gehen, als bei anderen Arten selbst der gleichen Gattung. Ob sie ein Rest einer ehemals tropischen Fauna des tertiären Europa oder ein Einwanderer aus dem tropischen Afrika ist, läßt sich im Moment nicht entscheiden.

4. Literatur

ABREU, E. S. (1930): Monografia de los Psychodidos de las Islas Canarias. – Mems R. Adad. Cienc. Artes Barcelona, **22**: 93–122; Barcelona.

EATON, A. E. (1893–1898): A synopsis of British Psychodidae. – Entomologist's mon. Mag., **29**: 5–8, 31–34, 120–130; **30**: 22–28; **31**: 208–213, 245–250; **32**: 70–76, 127–131, 202–211; **33**: 114–125; **34**: 117–125, 154–158; London.

JUNG, H. F. (1958): Psychodidae-Bruchomyiinae. – *In*: E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region, **9a**: 1–10; Stuttgart.

– (1963): On *Nemopalpus flavus* Macquart (Diptera: Psychodidae-Bruchomyiinae). – Annotnes zool. jap., **36**: 45–53; Tokyo.

NIELSEN, B. O. (1964): Psychodidae (Diptera) from the Azores and Madeira. – Bolm Mus. munic. Funchal, **18**: 103–113; Funchal.

SARÀ, M. (1965): Osservazione su Psicodini delle Isole Canarie. – Boll. Soc. ent. ital., **95**: 129–132; Firenze & Genova.

SATCHELL, G. H. (1955): New and little known Algerian and Canary Islands Psychodidae. – Ann. Natal Mus., **13**: 101–120; Pietermaritzburg.

TONNOIR, A. L. (1921): Faune entomologique des Îles Canaries. 3. Diptera: Psychodidae. – Bull. Mus. Hist. nat. Paris, **27**: 296–297; Paris.

– (1934): Notes synonymiques sur quelques Psychodidae (Diptera). – Annls Soc. ent. Belg., **74**: 69–82; Bruxelles.

VAILLANT, F. (1954): Trois nouveaux Psychodidae (Diptères) d'Algérie. – Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N., **45**: 89–94; Algier.

– (1958): Sur quelques Psychodidae d'Afrique du Nord et leur aire d'extension en Europe. – Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N., **49**: 265–278; Algier.

– (1971–1983): Psychodidae-Psychodinae. – *In*: E. LINDNER (Hrsg.): Die Fliegen der paläarktischen Region **9d**: 1–358; Stuttgart. [wird fortgesetzt]

WAGNER, R. H. (1987): Tunesische Psychodiden (Diptera, Psychodidae). – Entomofauna, **8**: 9–25; Linz.

– (im Druck): Psychodidae. – *In*: Catalogue of palaearctic Diptera; Amsterdam, Oxford, New York & Tokyo (Elsevier).

Anschrift des Verfassers:

Priv. Doz. Dr. RÜDIGER WAGNER, Limnologische Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie, Postfach 260, D–6407 Schlitz.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 426	60 S.	Stuttgart, 30. 12. 1988

Das Tragsystem der Krododile – eine biomechanische und phylogenetische Analyse

The Carrying System of Crocodilians – a Biomechanical and Phylogenetical Analysis

Von Eberhard Frey, Tübingen

Mit 28 Abbildungen

Summary

– The flexibility of the cartilagineous costosternal apparatus and the mobility of the ossa pubis against the pelvis make it improbable that the kyphotical vertebral column of the trunk of crocodilians is braced ventrally by tensile elements.

– Based on these anatomical facts (Frey 1988), on the observation of living animals, and on flexibility experiments with freshly dead animals a dorsal self-carrying system is assumed, in which the backbone of the trunk, the epaxial musculature and the paravertebral shield form a functional unit.

– The paravertebral shield restricts the mobility of the total system.

– When the trunk is raised above the ground, the vaulted backbone is kept under tension by means of the epaxial muscles. The tendons of the m. (musculus) multifidus, the m. spinalis and the m. articulospinalis, covered with tonical muscle fibers brace the two parasagittal rows of osteoderms crosswise against the vertebral column.

– As the connection between the osteoderms of the paravertebral shield and the spinal processes is relatively immobile, the interosteodermal ligaments are stressed by shearing forces. The interosteodermal joints functionally can be regarded as accessory vertebral joints.

– The tension in the interosteodermal ligaments presumably is influenced by the epaxial muscles via their origins on the osteoderms of the paravertebral shield.

– The vertebral column of the trunk is extended, when the epaxial muscle masses contract synchronously. According to observations on living animals the dorsum never gets concave through muscle activity.

– Ventral flexion of the vertebral column of the trunk is only possible, if the costosternal apparatus is stabilized by the m. capiti-sternalis and the ossa pubis are stabilized by the m. ilioischiocaudalis. The tension in the muscles mentioned is brought about by a dorsal flexion of neck and tail.

– The strong myosepta of the m. iliocostalis, which are attached to the lateral margin of the paravertebral shield are responsible for the transmission of force on the interosteodermal ligaments and the osteoderms of the paravertebral shield.

– Forces acting on the musculature of the body wall are transmitted to the paravertebral shield by means of the fascia lumbodorsalis.

– The epaxial musculature does not only brace and move the carrying system but also keeps the distance between the processus transversi and the distal parts of the paravertebral shield constant. The sutures between the proximal and distal osteoderms of the paravertebral shield are bending zones.

– During high walk the vertebral column of the tail in its proximal part is held by the m. mutifidus and the m. spinalis. The distal part of the tail is supported by the ground.

– The vertebral column of neck and prothorax is suspended by means of the m. serratus and the mm. rhomboidei. The two muscles together with the m. iliocostalis act as tensile girdles for these two regions of the backbone.

– The paired chain of cervical ribs ventrally to the vertebral column of the neck forms a pressure resistent system, which stabilizes the spine of the neck together with the epaxial cervical muscle masses. The first three vertebrae are fused to a nearly immobile unit by means of the elongated first pair of cervical ribs.

– The neck is relatively stiff. It can be moved as a whole against the prothorax, as the hindmost pair of cervical ribs does not form any joints as the anterior ones do.

– The carrying system of the crocodilian trunk resembles a vaulted "box-girder bridge", the upper and lower carrior of which is braced crosswise. Both carriors are stressed by compression, as they are fixed between the girdles. The "bridge" consists of single double-T-elements, which are connected flexibly. This constructional principle is called "self-carrying double-T-construction".

– The self-carrying double-T-construction of the crocodilians is compared to the constructional principles of other terrestrial tetrapods, which also show an improved type of locomotion.

– For the reconstruction of the phylogeny of the Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) the method according to Hennig (1950) is used. Fossil groups are also integrated in this reconstruction.

– From the functional analysis (chapter 4.) follow 16 characters typical for the carrying system of the Eusuchia. For the interpretation of the fossil record mainly the hard parts are important. Some soft parts, however, can be reconstructed on the basis of the hard parts.

– The 16 characters are fused to complexes, which are tested in respect to their condition in the groundplan of Crocodilia and Eusuchia.

– The morphology of the paravertebral shield of the geologically oldest and most completely preserved morphospecies of the Crocodilia, the Triassic land crocodile *Protosuchus richardsoni* and the Jurassic marine crocodile *Steneosaurus bollensis* is described and functionally interpreted.

– The carrying system of *Protosuchus* is specialized for a fast terrestrial locomotion; lateral undulations of the body are nearly prevented.

– The carrying system of *Steneosaurus* allows lateral undulations in the lumbal and tail region necessary for long distance swimming. However, it is most likely useless for a long distance terrestrial locomotion.

– Thus the carrying systems of these two Crocodilia are somewhat derived in respect to the groundplan of the Crocodilia.

– The carrying system of the Eusuchia is also derived. It allows both horizontal and lateral flexions of the body. Thus aquatic and terrestrial locomotion is possible. The paravertebral shield consists of four longitudinal rows; interosteodermal peg joints are missing.

– The paravertebral shield of *Gavialis gangeticus* is different to that of all recent Eusuchia: It lacks the osteoderms of the accessorial rows.

– The ontogeny of the paravertebral shield shows that a tetraserial paravertebral shield with one accessorial scute row on either side and the reduction of interosteodermal peg joints probably are apomorphies in the groundplan of the Eusuchia.

– The fossil crocodilian *Bernissartia fagesii* has a tetraserial dorsal shield, the parasagittal osteoderms of which are very broad, double-keeled and lack any peg joint. This is evidence that these parasagittal osteoderms are homologons to the paravertebral shield of the Eusuchia and that the lateral osteoderms of *Bernissartia* are homologons to the accessorial rows of the Eusuchia.

– *Bernissartia* is closer to the groundplan of the Eusuchia as *Gavialis* in respect to the morphology of the paravertebral shield. The lack of accessorial rows is an autapomorphy of the gavials.

– Form and function of the paravertebral shield of the representative of the groundplan of the Crocodilia is reconstructed.

– The representative of the groundplan mostly was a terrestrial crocodile. It was more terrestrial than *Steneosaurus* and the Eusuchia. Contrary to *Protosuchus*, however, it was able to swim.

Zusammenfassung

– Die Biegsamkeit des knorpeligen Costosternalapparates und die Beweglichkeit der Ossa pubis gegen das Becken machen eine ventrale Zugverspannung der kyphotisch getragenen Rumpfwirbelsäule der Krokodile unwahrscheinlich.

– Auf der Grundlage dieser anatomischen Tatsachen (Frey 1988) und mit Hilfe von Lebendbeobachtungen und Biegeversuchen an toten Krokodilen wird ein dorsales selbsttragendes System vermutet, in dem die Rumpfwirbelsäule, die epaxiale Muskulatur und der Paravertebralschild eine funktionelle Einheit bilden.

– Der Paravertebralschild limitiert die Beweglichkeit des Gesamtsystems.

– Der Wirbelsäulenbogen wird durch die epaxiale Muskulatur gespannt, wenn der Rumpf über den Boden gestemmt wird. Die mit tonischen Muskelfasern besetzten Sehnen des M. (Musculus) multifidus, des M. spinalis und des M. articulospinalis verspannen dabei die beiden parasagittalen Osteodermen-Längsreihen des Rumpfes kreuzweise gegen die Wirbelsäule.

– Da die Verbindung zwischen den Paravertebralschild-Osteodermen und den Dornfortsätzen verhältnismäßig unbeweglich ist, wird der interosteodermale Bandapparat auf Schub belastet. Die interosteodermalen Gelenke können funktionell als akzessorische Wirbelgelenke betrachtet werden.

– Die epaxiale Muskulatur beeinflußt wahrscheinlich über ihren Ursprung an den Gürtelligamenten den Spannungszustand in den interosteodermalen Bandapparaten.

– Die synchrone Kontraktion der epaxialen Muskelmassen führt zur Extension der Rumpfwirbelsäule. Nach Lebendbeobachtungen wird dabei niemals durch aktive Bewegung eine konkave Rückenlinie erreicht.

– Ventralflexionen der Rumpfwirbelsäule durch die Kontraktion des M. rectus abdominis können nur dann erfolgen, wenn der Costosternalapparat durch den M. capiti-sternalis und die Ossa pubis durch den M. ilioischiocaudalis stabilisiert werden. Die Spannung der beiden genannten Muskeln geschieht durch die Dorsalflexion von Hals und Schwanz.

– Die Rippen übertragen über die derben Myosepten des M. iliocostalis, die am lateralen Rande des Paravertebralschildes aufgehängt sind, Kräfte auf die interosteodermalen Bandapparate und die Paravertebralschild-Osteoderme.

– Kräfte, die auf die Rumpfwandmuskulatur wirken, werden über die Fascia lumbodorsalis auf den Paravertebralschild übertragen.

– Die epaxiale Muskulatur dient nicht nur der Verspannung und der Bewegung des Tragsystems, sondern wirkt auch als Abstandhalter zwischen den Processus transversi und den distalen Bereichen des Paravertebralschildes. Die Nähte zwischen den medialen und lateralen Paravertebralschild-Osteodermen sind Soll-Knickungszonen.

– Beim Stemmgang wird die Schwanzwirbelsäule in ihrem proximalen Bereich durch den M. multifidus und den M. spinalis getragen. Die distale Hälfte des Schwanzes liegt dem Boden auf.

– Die Hals- und Prothoracalwirbelsäule ist mit dem Komplex des M. serratus und den Mm. rhomboidei am Schultergürtel aufgehängt. Beide Muskelgruppen wirken zusammen mit dem M. iliocostalis als Zuggurte für die beiden Wirbelsäulenbereiche.

– Die paarige Kette der längsorientierten Halsrippen bildet ventral der Halswirbelsäule ein druckbelastbares System, das zusammen mit der epaxialen Halsmuskulatur die Halswirbelsäule stabilisiert. Die drei ersten Wirbel sind durch das stark verlängerte erste Halsrippenpaar zu einer fast unbeweglichen Einheit verbunden.

– Der Hals ist in sich relativ steif. Er kann als Ganzes gegen den Prothorax bewegt werden, weil die beiden caudal gelegenen Halsrippenpaare nicht so eng aneinanderstoßen, wie die cranial gelegenen.

– Das Rumpftragsystem des Krokodile erinnert an eine gewölbte „Fachwerkbrücke", deren Ober- und Unterzug kreuzverspannt sind. Beide Züge sind druckbelastet, weil sie zwischen den Gürteln eingespannt sind. Die „Brücke" besteht aus einzelnen Doppel-T-Elementen, die beweglich miteinander verbunden sind. Das Konstruktionsprinzip wird als „selbsttragende Doppel-T-Konstruktion" bezeichnet.

– Die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion der Krokodile wird mit den Konstruktionsprinzipien anderer Landtetrapoden verglichen, die sich ebenfalls mit freigetragener Rumpfwirbelsäule fortbewegen.

– Die phylogenetische Methode nach Hennig (1950) wird zur Untersuchung der Stammesgeschichte der Crocodilia (Protosuchia + „Mesosuchia" + Eusuchia) herangezogen, wobei fossile Gruppen mitberücksichtigt werden.

– Aus der Funktionsanalyse (Kapitel 4.) ergeben sich 16 Merkmale, die das Tragsystem der Eusuchia charakterisieren. Für die Interpretation des Fossilberichtes sind hauptsächlich die Hartteilmerkmale maßgebend. Einige Weichteilmerkmale können jedoch aufgrund von Hartteilmerkmalen rekonstruiert werden.

– Die 16 Merkmale werden zu Komplexen zusammengefaßt und auf ihren Zustand im Grundplan der Crocodilia und der Eusuchia untersucht und bewertet.

– Die Morphologie des Paravertebralschildes der beiden geologisch ältesten und vollständig erhaltenen Morphospecies der Crocodilia, des triassischen Landkrokodils *Protosuchus richardsoni* und des jurassischen Meereskrokodils *Steneosaurus bollensis,* wird beschrieben und funktionell interpretiert.

– Das Tragsystem von *Protosuchus* ist auf eine schnelle terrestrische Lokomotion spezialisiert; es verhindert laterale Undulationen des Körpers.

– Das Tragsystem von *Steneosaurus* läßt die laterale Undulation von Lendenregion und Schwanz zu, die für ein ausdauerndes Schwimmen im offenen Meer notwendig ist; es ist aber wahrscheinlich für eine ausdauernde Landlokomotion ungeeignet.

– Die Tragsysteme dieser beiden Crocodilia weisen also gegenüber dem Grundplan der Crocodilia bereits abgeleitete Züge auf.

– Das Tragsystem der Eusuchia ist ebenfalls abgeleitet. Es läßt horizontale und vertikale Biegungen des Körpers zu; Schwimmen und Laufen sind also möglich. Der Paravertebralschild ist vierreihig und interosteodermale Zapfengelenke fehlen.

– Der Paravertebralschild von *Gavialis gangeticus* weicht in seiner Morphologie von dem aller anderen rezenten Eusuchia ab: Die Osteoderme der akzessorischen Längsreihen fehlen.

– Die Ontogenie des Paravertebralschildes zeigt, daß ein vierreihiger Paravertebralschild mit jederseits einer akzessorischen Längsreihe von Osteodermen und die Reduktion der Gelenkzapfen vermutlich Apomorphien im Grundplan der Eusuchia sind.

– Das fossile Kreide-Krokodil *Bernissartia fagesii* besitzt einen vierreihigen Paravertebralschild, dessen parasagittale Osteodermen-Längsreihen aus sehr breiten, doppelt gekielten Osteodermen bestehen, die keine Gelenkzapfen tragen. Dies deutet darauf hin, daß diese parasagittalen Osteodermen-Längsreihen dem Paravertebralschild der Eusuchia homolog und die lateralen Osteodermen-Längsreihen von *Bernissartia* den akzessorischen Osteodermenreihen der Eusuchia homolog sind.

– *Bernissartia* steht bezüglich der Paravertebralschild-Morphologie dem Grundplan der Eusuchia näher als *Gavialis.* Das Fehlen der akzessorischen Osteodermen-Längsreihen ist eine Autapomorphie der Gaviale.

– Bau und Funktion des Paravertebralschildes des Grundplanvertreters der Crocodilia werden rekonstruiert.

– Der Grundplanvertreter der Crocodilia war ein überwiegend terrestrisches Krokodil. Es lebte stärker landbezogen als *Steneosaurus* und die Eusuchier, konnte aber im Gegensatz zu *Protosuchus* schwimmen.

Inhalt

1. Einleitung 6
2. Material, Methoden, Abkürzungen und Danksagung 13
   2.1. Schwerpunktbestimmung 13
   2.2. Passive Beweglichkeit 13
   2.3. Fossilien 13
   2.4. Abkürzungen 13
   2.5. Danksagung 14
3. Biomechanik des Krokodilrumpfes bei der Landlokomotion 15
   3.1. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes bei der terrestrischen Lokomotion – ein biomechanisches Modell 15
      3.1.1. Die Begrenzung der Beweglichkeit des Rumpfes durch den Paravertebralschild 16
      3.1.2. Funktionsweise der Muskulatur im Tragsystem der Krokodile . . . 17
      3.1.3. Aufhängung der Rippen und der Rumpfwandmuskulatur 19
   3.2. Funktionsmorphologie des Schwanzes 23
   3.3. Funktionsmorphologie der Halswirbelsäule 23
   3.4. Das Konstruktionsprinzip 27
   3.5. Das Konstruktionsprinzip der Krokodile im Vergleich mit demjenigen anderer terrestrischer Großtetrapoden 29
      3.5.1. Die Bogen-Sehnen-Konstruktion 29
      3.5.2. Die Schalenkonstruktion 31
      3.5.3. Versteifung der Wirbelsäule durch die Modifikation der intervertebralen Gelenke 31
      3.5.4. Die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion 32
   3.6. Offene Fragen 33
4. Das Tragsystem der Krokodile unter stammesgeschichtlichen Aspekten 34
   4.1. Das Tragsystem fossiler Krokodile unter funktionsmorphologischen und phylogenetischen Aspekten 35
      4.1.1. Die Beurteilung der Merkmale des Tragsystems der Eusuchia bezüglich ihrer Bedeutung für den Grundplan der Crocodilia (Protosuchia + „Mesosuchia“ + Eusuchia) und der Eusuchia 35
      4.1.2. Die Tragsysteme von *Protosuchus* und *Steneosaurus* 38
   4.2. Das Tragsystem der Eusuchia – eine Autapomorphie? 49
   4.3. Paravertebralschild und Lebensweise des Grundplanvertreters der Crocodilia (Protosuchia + „Mesosuchia“ + Eusuchia) 51
5. Zusammenfassung 53
6. Literatur 55

1. Einleitung

"Wie musikalisch wär's am Nill,
Wenn singen könnt' das Krokodill."
Wilhelm BUSCH

Heute kann es als bewiesen gelten, daß Krokodile nicht singen können, sondern nur brüllen, fauchen und quaken. BUSCHs Wunschvorstellung wird sich also niemals erfüllen, doch sind über Krokodile in der älteren Literatur unglaubliche Geschichten zu lesen wie z.B. die folgende:

"Auf einer seiner Reisen störte mein Freund Penney ein Krokodil auf, welches sich in einem großen theils mit dürrem Laube ausgefüllten Regenstrome versteckt hatte. Bei der Ankunft der Berittenen entfloh es und eilte schnurstracks dem anderthalb Meilen entfernten Strome zu, so eilig und rasch, daß man es mit den schnellsten Reitkamelen nicht einholen konnte." (BREHM 1869, Band 5, zitiert nach der Faksimileausgabe von 1979: 65.)

Daß BREHM (1869) mit seiner dramatischen Schilderung über die terrestrische Lokomotion eines Nilkrokodils (*Crocodylus niloticus* Laurenti 1768) nicht ganz unrecht hatte, zeigen andere Berichte über die ungewöhnlichen Fähigkeiten der Krokodile zu Lande; ungewöhnlich deshalb, weil die Tiere überwiegend aquatisch lebende Raubtiere sind.

HANCOCK (1830) und VOELTZKOW (1902) beobachteten Krokodile im Freiland (*C. niloticus*) und fanden heraus, daß die Tiere nachts weite Strecken über Land wandern und dort auch Beute machen. Diese Beobachtung wird von GUGGISBERG (1972), WERMUTH (1974), POOLEY (1982) und WEBB & GANS (1982) bestätigt.

Der erste, der die Bewegungsart der Krokodile analysierte und beschrieb, war der Paläontologe v. HUENE (1913). Er unterschied an den Zootieren, die ihm zur Beobachtung zur Verfügung standen, zwei Gangarten: das Kriechen und das Schreiten. Die ersten durchgezeichneten Filmsequenzen wurden von SCHAEFFER (1941) publiziert, und KNÜSEL (1944) sowie KÄLIN & KNÜSEL (1944) veröffentlichten umfassende Studien zur terrestrischen Lokomotion an Gefangenschaftstieren, die ebenfalls auf Auswertung von Filmaufnahmen (KÄLIN 1959) beruhen.

Weil das Schreiten der Krokodile nach der Auffassung von KÄLIN & KNÜSEL (1944) anders als das der Mammalia abläuft, führen die Autoren dafür den Begriff "Kriechschreiten" ein, während das Kriechen als "Schreitkriechen" bezeichnet wird.

BRINKMAN (1980) liefert auf der Grundlage röntgenkinematographischer Aufnahmen eine hervorragende Analyse des Bewegungsablaufes der Hinterextremität von *Caiman sclerops* Schmidt 1928 (= *crocodilus* L. 1758). Er nennt die schreitende Lokomotionsform kurz und prägnant "high walk" und das Kriechen "sprawling". Von anderen Autoren aus dem angelsächsischen Sprachraum wird häufig der Begriff "high walk" durch "semi-improved gait" ersetzt (CHARIG 1957, 1972, KEMP 1978, NORMAN 1985). Ich werde für die lacertoide Lokomotionsform der Krokodile den Begriff "Spreizgang" verwenden und für die mammaloide in Anlehnung an STARCK (1982) den Begriff "Stemmgang". Beide Begriffe wurden gewählt, um die Extremitätenposition bei den beiden langsamen Gangarten der Krokodile mit einem unkomplizierten Wort zu charakterisieren.

Neben den langsamen Gangarten können Krokodile - wie BREHM (1869) bereits wußte - an Land auch hohe Geschwindigkeiten erreichen. Erst ein Jahrhundert nach BREHM, nämlich 1961 wird das Geheimnis um die schnellen Krokodile durch COTT gelüftet. COTT (1961) schildert neben dem Spreiz- und dem Stemmgang erstmals den Galopp und als zweiter, nach den kurzen Ausführungen BREDER's (1946), den sogenannten "belly run", eine Fortbewegungsweise, die COTT (1961) sogar photographisch belegt hat. Den Begriff "belly run" finde ich so gelungen, daß ich ihn nicht übersetzen werde. Beide Lokomotionsformen sind, wie GUGGISBERG (1972) bestätigt, Fluchtverhaltensweisen.

Erste Filmaufnahmen vom Krokodilsgalopp gelangen ZUG (1974), der leider nur Durchzeichnungen veröffentlicht. WEBB & GANS (1982) dagegen zeigen auf hervorragenden Serienphotographien den Bewegungsablauf am Galopp des Australischen Süßwasserkrokodils (*Crocodylus johnstoni* Krefft 1873).

Während der Galopp bisher ausschließlich aus Freilandbeobachtungen bekannt wurde, hat jeder, der sich mit in Gefangenschaft lebenden Tieren beschäftigt, mindestens einmal die enorme Sprungkraft der Tiere erleben dürfen. Wissenschaftliche Beschreibungen dieser oft recht unangenehmen - wenn auch bewundernswerten - Eigenschaft der Tiere finden sich bei v. HUENE (1913), POOLEY & GANS (1976) und WEBB & GANS (1982). Das Grabverhalten wurde von McILHENNY (1934), DERANIYAGALA (1936), COTT (1961), KUSHLAN (1974), HUNT (1975), POOLEY & GANS (1976) und POOLEY (1982) im Rahmen von Brutpflegebeobachtungen eingehend beschrieben.

Bei den genannten Untersuchungen liegen zwar detaillierte Beschreibungen der Bewegungsart der Extremitäten während der terrestrischen Lokomotion vor, doch über die Bewegungen des Körperstammes sind die Aussagen - wenn überhaupt vorhanden - sehr allgemein. Aufgrund der vielen Photodokumente in einzelnen Arbeiten ist jedoch die folgende kurze Analyse über die Gangarten der Krokodile möglich:

Der Spreizgang (sprawling): Der stark an die Landlokomotion großer Eidechsen (z.B. *Varanus*) erinnernde Spreizgang wird von den Krokodilen an Land nur zum Zurücklegen sehr kurzer Distanzen eingesetzt. Die Fortbewegungsgeschwindigkeit ist gering. Zwei unterschiedliche Spreizgangmethoden können beobachtet werden: der aufliegende und der abgestemmte Spreizgang.

Beim aufliegenden Spreizgang liegt die gesamte Ventralfläche des Krokodilrumpfes dem Boden auf. Die Extremitäten leisten keinerlei Tragearbeit und fungieren nur als Vorschuborgane (pusher). Die Wirbelsäule bildet zwischen den Gürteln einen flachen, nach dorsal gerichteten Bogen, der auf den Eingeweiden ruht. Der Scheitel dieses Bogens befindet sich im Lendenbereich.

Beim abgestemmten Spreizgang hängt der Rumpf frei zwischen den nach lateral abgespreizten Extremitäten, die nun Trage- und Vortriebsarbeit leisten. Die freigetragene Achse ist belastet und wird in einem dorsal konvexem Bogen getragen, der seinen Scheitel kurz vor dem Becken hat (vergleiche Abb. 1). Die Wirbelsäule steht also offenbar unter Spannung, denn bei Waranen, die sich in der gleichen Gangart fortbewegen, ist die Rückenlinie gerade oder hängt zwischen den Gürteln leicht durch.

Eine Sonderform des aufliegenden Spreizganges ist der von BREDER (1946) und COTT (1961) beschriebene "belly run". Der "belly run" ist ein Fluchtverhalten, das die Krokodile dann zeigen, wenn sie von relativ steilen Uferböschungen aus auf schnellstem Wege das Wasser erreichen wollen. Auf dem Bauche liegend rutschen die Tiere die Böschung hinunter, wobei sie den Körper durch kräftige Stöße mit den seitlich abgespreizten Hinterextremitäten beschleunigen. Die Vorderextremitäten werden angelegt.

Der Stemmgang (high walk, semi-improved gait): Die bei Krokodilen am häufigsten zu beobachtende Form der terrestrischen Lokomotion ist der Stemmgang (Abb. 1), bei dem der Bauch weit über dem Boden getragen wird. Im Stemmgang erreichen die Tiere beachtliche Geschwindigkeiten und können damit große Distanzen zurücklegen (COTT 1961, GUGGISBERG 1972).

Während des Stemmganges bringt das Krokodil seine Extremitäten unter den Körper (v. HUENE 1913, SCHAEFFER 1941, BRINKMAN 1980). Ähnlich wie beim Spreizgang wird die Rumpfwirbelsäule beim Stemmgang im dorsal konvexen Bogen getragen. Laterale Undulationen des Rumpfes sind weitgehend unterdrückt; das Becken kippt nur leicht auf die Seite der entlasteten Extremität.

Die Halswirbelsäule ist ähnlich wie bei den Säugetieren lordotisch gebogen (vergleiche z.B. KUMMER 1959). Diese Lordose geht im Schulterbereich in eine Kyphose über, deren Scheitel dem Becken genähert etwa bei Thoracalwirbel XII

liegt. Dieser kyphotische Rumpfwirbelsäulenbogen trägt das Gewicht der Eingeweide zwischen den Gürteln, während die Halswirbelsäule den schweren Schädel frei trägt. Beim Stemmgang muß die Rumpfwirbelsäule also wie beim abgestemmten Spreizgang gespannt werden, um ein Durchhängen zu verhindern, wie es bei den großen Waranen zu beobachten ist. Dieses Spannen der Wirbelsäule ist besonders wichtig bei schnelleren Gangarten und bei Sprüngen, bei denen die Wirbelsäule extrem belastet wird. POOLEY & GANS (1976) stellten fest, daß hohe Geschwindigkeiten im Stemmgang auch bei der terrestrischen Jagd nach Beute und nicht nur auf der Flucht erreicht werden. Eigene, an *Osteolaemus tetraspis* Cope 1861 durchgeführte Beobachtungen in Gefangenschaft bestätigen dies.

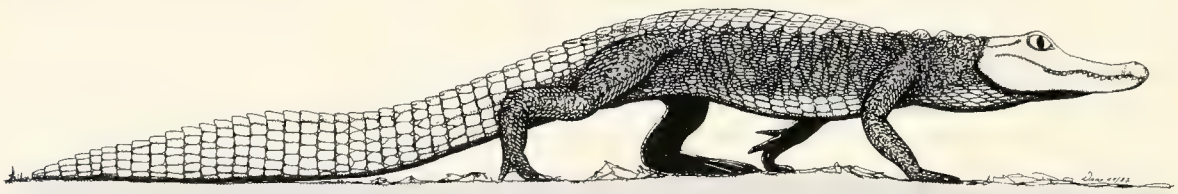


Abb. 1. *Alligator mississippiensis* während des Stemmganges. Zu beachten ist die bogenförmige Krümmung des Rückens zwischen den Gürteln. Der Scheitel des Bogens befindet sich dicht vor dem Becken. (Gezeichnet nach einer Photographie in REINECK & HOWARD 1978: 11, Abb. 2.)

Der Galopp: Die schnellste Gangart, die bei Krokodilen je beobachtet wurde, ist der Galopp (Abb. 2), der bislang nur für *C. johnstoni* und *C. niloticus* bildlich dokumentiert ist (COTT 1961, GUGGISBERG 1972, ZUG 1974, WEBB & GANS 1982). COTT berichtet auch von galoppierenden Jungtieren von *Crocodylus porosus* Schneider 1801. Niemals wurde diese Gangart bei Tieren, die größer als zwei Meter waren, beobachtet. Beim Galopp wird der Kopf hoch erhoben und das vordere Extremitätenpaar arbeitet synchron gegen das hintere. Die Schrittweite wird durch Flexion und Extension der Lumbalwirbelsäule vergrößert. Bei der Flexion werden die hinteren Extremitäten lateral an den vorderen vorbeigeführt und in Höhe des Schultergürtels aufgesetzt (Abb. 2A). Nach Photosequenzen von WEBB & GANS (1982) befindet sich die eine Hand in der letzten Abrollphase während die andere den Boden bereits verlassen hat, bevor die Hinterextremitäten den Boden berühren. Es ist also eine Gleitphase anzunehmen, bei der das Tier unter voller Wirbelsäulenflexion jeden Bodenkontakt verliert, denn auch der Schwanz schlägt bei der Flexionsphase nach dorsal. Sobald die Hinterextremitäten den Boden berühren, werden sie schlagartig gestreckt und nach hinten gezogen, wobei sie das Tier nach vorn katapultieren. Gleichzeitig mit der Extension der Hinterextremitäten erfolgt eine ebenso schlagartige Streckung der Rumpfwirbelsäule (Abb. 2B). Die Bewegung geht in eine zweite Gleitphase über: einen weittragenden Sprung. In dieser Sprungphase wird die geradegestellte Thoracalwirbelsäule gegen die Schwanzwirbelsäule nach dorsal abgewinkelt. Der posteriore Teil des Schwanzes schlägt nach ventral.

Die Vorderextremitäten des Tieres sind während des Sprunges angewinkelt. Sie werden erst am Ende des Sprunges ausgestreckt, und übertragen die gewaltige Wucht des Stoßes bei der Landung über den Schultergürtel auf die Wirbelsäule. Nach GANS (pers. Mitt.) setzt *C. johnstoni* den Galopp nur in ganz extremen Notsituationen zur Flucht ein.

Der Sprung: Der Sprung dagegen gehört zum normalen Bewegungsrepertoire der Krokodile. Er wird zum Beispiel eingesetzt, wenn die Tiere Beute von tiefhängenden Ästen greifen oder aus dem flachen Wasser heraus Beutetiere (oder den Pfleger) anspringen (POOLEY & GANS 1976). Sprünge wurden auch als Fluchtverhalten beobachtet (COTT 1961, GUGGISBERG 1972, WEBB & GANS 1982).

Die Beschleunigung beim Sprung geschieht ausschließlich durch die Streckung von Hinterextremitäten und Rumpfwirbelsäule. Der Schwanz wird nicht zum Abstoßen benutzt. Wie beim Galopp treten auch bei Absprung und Landung extreme Wirbelsäulenbelastungen auf.

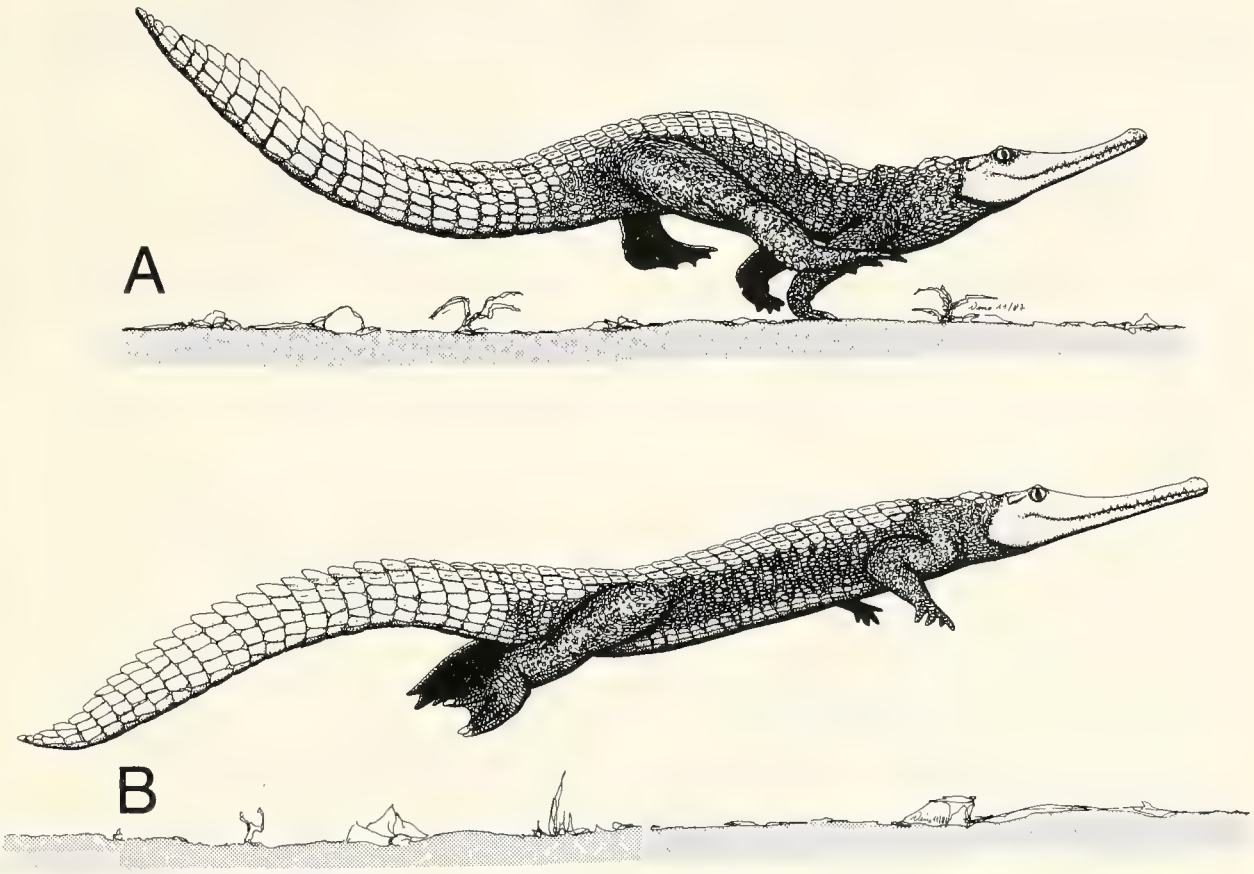


Abb. 2. *Crocodylus johnstoni* galoppierend.- A: Beugephase kurz vor dem Aufsetzen der Hinterextremitäten.- B: Maximale Streckphase. Man beachte, daß das Tier seine Schrittweite durch Krümmung und Streckung der Rumpfwirbelsäule verlängert. (Gezeichnet nach Einzelbildern aus einer Photosequenz in WEBB & GANS 1982: 613, Abb. 2.)

Andere Gangarten: In jüngster Zeit wurde wiederholt unabhängig voneinander von bipeder Lokomotion bei Krokodilen berichtet (CHARIG, THULBORN pers. Mitt.). Nach TARSITANO (pers. Mitt.) verfügt GANS über ein Videodokument dieser Gangart, doch wurden bislang noch keine Einzelheiten veröffentlicht. Des weiteren ist bei WERMUTH (1952) zu lesen, daß bis zu einem Meter lange *C. niloticus* häufiger zum Sonnen in Baumkronen klettern. Filmische oder photographische Dokumente zur Art und Weise des Kletterns liegen jedoch nicht vor.

Grabverhalten: Neben ihren außergewöhnlichen Laufeigenschaften zeigen die Krokodile erstaunliche Fähigkeiten beim Graben. Gegraben wird grundsätzlich mit allem: mit der Schnauze, den Vorder- und Hintergliedmaßen und sogar mit dem Schwanz. Im Hinblick auf die starke Belastung der Wirbelsäule ist das Grabverhalten der Weibchen beim Ausschachten der Eikammer und beim Festtreten des zugefüllten Bruthügels besonders interessant. Dies geschieht ausschließlich mit den Hinterextremitäten (Abb. 3). Um genügend Arbeitsraum für die Beine zu haben, stemmen die auf dem Bauche liegenden Tiere ihr Becken durch kräftige Ventralflexion der Rücken- und Schwanzwirbelsäule so hoch über den Boden, daß beide Hinterbeine gleichzeitig arbeiten können (POOLEY 1982).

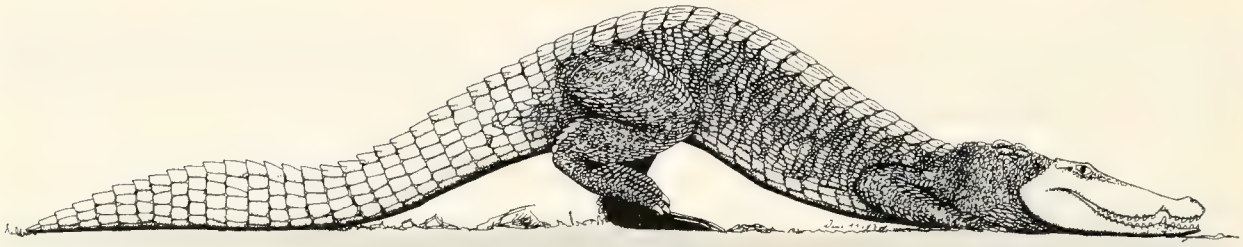


Abb. 3. *Crocodylus niloticus*; Weibchen beim Festtreten der Erde über dem Gelege. Rumpf und Schwanzbasis werden dabei hoch über den Boden gestemmt. Um die Eier nicht zu gefährden, geschieht das Festtreten sehr behutsam. Die Hinterextremitäten werden nicht voll belastet, und oft werden sogar beide gleichzeitig angehoben, ohne daß der von Rumpf und Schwanzbasis gebildete Bogen zusammenbricht. Das Achsenskelett trägt dann das Körpergewicht völlig frei. (Gezeichnet nach einer Photographie von R. & M. BORLAND in POOLEY 1982: 32.)

Es war diese Vielfalt an terrestrischen Fortbewegungsweisen, die mich veranlaßte, den Körperstamm der Krokodile unter funktionsanatomischen Gesichtspunkten zu untersuchen, und so werden die Krokodile in der vorliegenden Arbeit als Landtetrapoden betrachtet und zwar als sehr groß und schwer geratene Landtetrapoden, für die die Wirkung der Schwerkraft aufgrund ihrer Masse eine besonders bedeutungsvolle Rolle spielt. Diese Wirkung der Schwerkraft auf den Körper eines Landwirbeltieres faßte KUMMER (1975) zusammen:

"Bei landbewohnenden Tetrapoden, deren spezifisches Gewicht erheblich höher ist als das des Umgebungsmediums (Luft), entsteht die mechanische Beanspruchung der Gesamtkonstruktion aus der Körpermasse, die statisch als ruhende Masse (= Gewicht) oder in Bewegung als kinetische Kraft wirken kann. Über diesen Zusammenhang gewinnt die absolute Körpergröße eine entscheidende Bedeutung für den Körperbau." (KUMMER 1975: 70-71.)

Wichtig in KUMMER's Aussage ist erstens, daß das Gewicht (das jedoch per definitionem nicht mit Masse identisch ist) die Gesamtkonstruktion belastet und nicht nur einzelne Körperteile wie z.B. die Extremitäten. Zweitens wirkt sich diese, von der absoluten Körpergröße abhängige Belastung auf die Morphologie der Gesamtkonstruktion aus.

Über die Funktionsmorphologie des Krokodilrumpfes bei der terrestrischen Lokomotion liegen nur wenige Arbeiten vor (FREY 1984, 1985), die allerdings z.T. auf Zufallsbeobachtungen und unzureichende Daten gegründet waren.

Fragestellung:

Die funktionsmorphologische Analyse von Tragsystemen in der belebten Natur darf nicht nur eine Analyse von Teilsystemen sein, denn die "Funktionen" eines Lebewesens können nur dann verstanden werden, wenn nicht nur die Bauteile seines Körpers (Anatomie) bekannt sind, sondern auch deren Verwendung im Leben. Das heißt, die Synthese aus Konstruktion und ökologischer Rolle bildet die Grundlagen der Funktionsanalyse. In der Analyse müssen jedoch auch die physiologischen und phylogenetischen Voraussetzungen integriert werden, damit ein brauchbares Modell für den untersuchten Organismus entsteht. Erst diese umfassenden Kenntnisse führen letzlich zu einem Funktionsmodell, das der Komplexität eines Lebewesens gerecht werden kann. Diese Vorgehensweise ist eine "ganzheitliche Methode", die jedoch nicht identisch ist mit dem Holismus der Vitalisten (vergleiche hierzu DULLEMEIJR 1974).

Eingedenk GUTMANN's Warnung: "Unter naturwissenschaftlichen Gesichtspunkten lassen sich Organismen nie in ihrer Ganzheit sondern nur nach verschiedenen Aspekten untersuchen und bearbeiten." (GUTMANN & BONIK 1981: 152-153.), wird diese Methode in der folgenden Arbeit auf die Untersuchung der terrestrischen Lokomotion von Krokodilen angewandt.

Die Funktionsanalyse beruht auf den Ergebnissen meiner anatomischen Untersuchungen an *Alligator mississippiensis* Daudin 1802. Untersucht wird die Wechselbeziehung zwischen Konstruktion und Krafteinwirkung im Tragsystem der Krokodile, wobei die Statik des Körpers während des Stemmganges zunächst der Ausgangspunkt ist. Unter "Tragsystem" verstehe ich hier alle Skelett-, Muskel-, Sehnen- und Weichteilelemente (außer den Eingeweiden, Nerven und Blutgefäßen des Körperstammes), die zum Körperstamm gehören. Dazu rechne ich auch die Aufhängung des Brust-Schulter-Apparates. Auf die Funktion der Extremitäten kann im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Ich möchte versuchen, auf der Grundlage der anatomischen Untersuchungen (FREY 1988) und von Lebendbeobachtungen herauszufinden, nach welchem Konstruktionsprinzip der frei getragene Wirbelsäulenbogen der Krokodile verspannt wird. Dabei werden insbesondere Vergleiche zu den Säugetieren gezogen, die ihre Wirbelsäule bei der Lokomotion ebenfalls bogenförmig wölben. Das Ziel dieser Diskussion ist es, ein biomechanisches Modell vom abgestemmten Körperstamm der Krokodile zu entwickeln und mit den Konstruktionsprinzipien anderer Landtetrapoden zu vergleichen, die ihre Wirbelsäule frei zwischen den Gürteln tragen können.

Bei der Funktionsanalyse kommt der Funktion der durch Osteoderme versteiften Dorsalhaut eine wichtige Bedeutung zu. Bisher wurde dieser Hautpartie primär eine Schutzfunktion zugeschrieben (HYMAN 1947, WERMUTH 1952, 1974, ROMER 1976). Diese Funktion ist zwar durch die Materialeigenschaften der Osteoderme gegeben, doch ob der Osteodermenpanzer sie auch zweckmäßig erfüllen kann, muß in Zweifel gezogen werden. Gerade die verwundbarsten Teile des Krokodilkörpers sind durch diesen Panzer unzulänglich geschützt: Die Flanken des Rumpfes und des Halses. Ausgerechnet im Nacken sind bei den rezenten Krokodilen die Osteodermenwirtel aufgelöst und lassen große, ungepanzerte Hautfelder frei.

Entsprechend reichhaltig ist die Palette an Beutegreifern, die besonders den juvenilen Krokodilen nachstellen: Große Fische (*Micropterus*, Centrarchidae; *Ictalurus*, Ictaluridae) Großwarane (*Varanus*, Varanidae), Riesenschlangen (*Python*, *Boa*, *Eunectes*, Boidae), Weichschildkröten (*Trionyx*, Trionychidae), Vögel wie Fischadler (*Pandion*, Accipitridae), Nashornvögel (Bucerotidae), Störche (Ciconiidae), Reiher (Ardeidae) und Kraniche (Gruidae) sowie Säugetiere wie Waschbär (*Procyon*, Procyonidae), Fuchs (*Vulpes*, Canidae), Marder (*Lutra*, *Ichneumon*, Mustelidae) und schließlich auch adulte Krokodile erbeuten kleine Krokodile ohne Schwierigkeiten (FLOWER 1933, COTT 1961, FOGARTY 1974). Keiner der genannten Beutegreifer ist speziell zum Knacken von harten Panzern ausgerüstet. Besonders deutlich wird die geringe Schutzwirkung der Osteoderme, wenn man erfährt, daß Schlangenhalsvögel (Anhingidae) regelmäßig juvenile Krokodile aufspießen und verzehren (STATON & DIXON 1975). Aber auch mittelgroße (2-3m lange) und große (bis 5m lange) Krokodile sterben öfter nicht den Alterstod. Elefanten (*Loxodonta*) zertrampeln sie (SALMON 1932/1933, BARKER 1953) und Flußpferde (*Hippopotamus*) schlitzen sie mit ihren Hauern auf, wenn Krokodile ihren Kälbern zu nahe kommen (STEPHENSON-HAMILTON 1954, COTT 1961). Schließlich werden auch noch über 3m lange Krokodile immer wieder von Großkatzen (*Panthera leo*, *Panthera onca*, Felidae) ohne Mühe überwältigt (SALMON 1932/1933, THOMAS & SCOTT 1935, COTT 1961).

Ein weiteres Argument spricht gegen die Schutzfunktion des Dorsalschildes: Jedes durch Panzerung geschützte Tier setzt seinen Schutzpanzer im Bedarfsfalle auch aktiv ein. Entweder werden die verletzlichen Körperteile in den Panzer zurückgezogen (Testudinata) oder die Tiere rollen sich ein (Cordylidae; Squamata; Manidae, Dasypodidae; Mammalia). Krokodile präsentieren bei Gefahr niemals ihren Panzer. Sie versuchen zu fliehen oder greifen an.

SEIDEL (1979) bezweifelt die Schutzfunktion der Osteoderme aufgrund ihrer geringen Stärke und nimmt stattdessen eine thermoregulatorische Funktion der stark vaskularisierten Knochenplatten an. Diese Annahme beruht jedoch auf sehr vagen anatomischen Befunden und sie kann auch nicht erklären, warum der dorsale Osteodermenpanzer bei allen rezenten Krokodilarten - auch bei Regenwaldbewohnern wie *Palaeosuchus* - vorhanden und überdies bei allen ähnlich wie bei *Alligator* gebaut ist: Er besteht aus 4-12 Osteodermen-Längsreihen. Die Osteodermenfelder in der Haut des Nackens, der Extremitäten, des Bauches und des Schwanzes sind variabel, ebenso die Längsreihen lateral der medianen vier Osteodermen-Längsreihen in der Rückenhaut (SIEBENROCK 1926, ROSS & MAYER 1983).

Gewöhnlich sind die vier medianen Osteodermenreihen des Dorsalpanzers aus sehr regelmäßig rechteckigen Osteodermen zusammengesetzt. Bei *Crocodylus siamensis* Schneider 1801 können kleine, dreieckige Schaltschuppen an den caudalen Wirtelrändern auftreten (ROSS & MAYER 1983), die jedoch mit den lateral benachbarten fest verwachsen sind. Bei *Crocodylus moreletti* C. & A. Dumeril 1851 kommt es oft durch die Reduktion lateraler Wirtelelemente zu dreischuppigen Wirteln (ROSS & MAYER 1983). Die entstehende Lücke im Rückenpanzer wird durch vergrößerte Osteoderme cranial oder caudal teilweise wieder verschlossen. Die lateralen Osteoderme des Paravertebralschildes von *C. porosus* unterscheiden sich von denjenigen aller anderer Arten durch ihre ovale Form (DERANIYAGALA 1930, 1939, WERMUTH 1952, ROSS & MAYER 1983). Dennoch besteht ein suturaler Kontakt zwischen ihnen und den medianen Osteodermen der Wirtel. Die Osteoderme der parasagittalen Längsreihe sind bei *O. tetraspis* verbreitert und tragen nur sehr flache Kiele (ROSS & MAYER 1983). Bei *Paleosuchus trigonatus* Schneider 1801 sind die Osteoderme des Rückenpanzers ungleich groß, und die Kiele stehen so unregelmäßig, wie bei keinem anderen rezenten Krokodil. Innerhalb der rezenten Arten treten nur im Bereich der anterioren Wirtel des thoracalen Rückenpanzers größere Variationen auf (ROSS & MAYER 1983).

Alle angeführten Modifikationen des Rückenpanzers verändern jedoch nicht seine Gesamtfestigkeit. Immer sind die parasagittalen und lateralen Längsreihen des Rückenpanzers fest miteinander verbunden und bilden zusammen mit der Rückenhaut ein zusammenhängendes Funktionsgefüge. Damit kann der Rückenpanzer von *Alligator mississippiensis* als Modell für alle anderen rezenten Krokodile verwendet werden.

Erst wenn die funktionelle Rolle dieses, bei allen rezenten Krokodilen relativ homogen gebauten Rückenpanzers geklärt ist, kann das Mosaik der bis dahin gewonnen Erkenntnisse zu einem funktionsmorphologischen Modell des Krokodilkörpers zusammengefügt werden, das all seine Bauteile widerspruchsfrei integriert.

Unter den von HENNIG (1983) aufgelisteten Autapomorphien der Krokodile ist der Hautpanzer als fragliches Merkmal aufgeführt. HENNIG sieht ihn als Plesiomorphie an, da er bereits bei urprünglichen Thecodontiern vorkommt. HENNIG räumt jedoch ein: "Es wäre aber zu prüfen, inwieweit der Panzer der Krokodile auch apomorphe Züge aufweist." (HENNIG 1983: 150).

Im Kapitel 4. der vorliegenden Arbeit sollen die autapomorphen Züge des Krokodilpanzers herausgearbeitet werden. Dabei werden nicht nur die Osteodermen-Panzer der rezenten Krokodile betrachtet, sondern auch diejenigen der geologisch ältesten bekannten Krokodile. Der wesentliche Bestandteil der Untersuchung ist die Funktionsanalyse der Tragsysteme der fossilen Krokodilformen, wobei die in Kapitel 3. erarbeitete Hypothese zum Konstruktionsprinzip der rezenten Krokodile zugrundegelegt wird. Die Durchführung einer vergleichenden Funktionsanalyse ist möglich, weil die Hartteile des gesamten Tragsystems überliefert sind. Aus diesen Analysen erhoffe ich Hinweise auf die Stammesgeschichte der rezenten Krokodile, zumindest was die Evolution der Konstruktion des Körperstammes betrifft. Trotz der Einbeziehung des Fossilberichtes bediene ich mich dazu der HENNIG'schen Methode (HENNIG 1950).

2. Material, Methoden, Abkürzungen und Danksagung

2.1. Schwerpunktbestimmung

Der Schwerpunkt konnte bei *Alligator mississippiensis* (ZST SZ 4246) näherungsweise ermittelt werden. Das Tier war in gerader Haltung fixiert worden, und so konnte es - unter der Annahme, daß sich die Fixierflüssigkeit gleichmäßig im Körper verteilt hat - solange auf einem schmalen Balken hin- und hergeschoben werden, bis es im Gleichgewicht war.

2.2. Passive Beweglichkeit

Die passive Beweglichkeit der Achsenskelett-Teile gegeneinander wurde an einem frisch toten *Alligator mississipiensis* (ZST 4246) untersucht. Um die Extremstellungen der Wirbel, der Osteoderme und der Halsrippen gegeneinander im Fleisch zu dokumentieren, wurden Röntgenaufnahmen im Strahleninstitut der Universitätsklinik Tübingen gemacht (Gerät: Siemens Tridoros 5S; Film: Dupont Cronex 2; Folie: feinzeichnend; Belichtung: HWS/LWS: 50kV; extrem: 50kV + Belichtungsautomatik).

2.3. Fossilien

Die Rekonstruktion des Tragsystems von *Protosuchus richardsoni* Brown 1933 erfolgte nach dem Holotype AMNH 3024. Das Stück ist ein vollständiges artikuliertes Skelett. Für die Rekonstruktion des Tragsystems von *Steneosaurus bollensis* Jäger 1828 untersuchte ich das gesamte Material in den folgenden Museen: Bath Geological Collections, Bath (BGC), Bayrische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München (BSP), Bristol Museum and Art Gallery, Bristol (BMAG), British Museum (Natural History), London (BMNH), Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt (SMF), Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Tübingen (GPIT), Juramuseum, Eichstätt (JME), Leicester Museum and Art Gallery, Leicester (LMAG), Museum Hauff, Holzmaden (MHH), Oxford University Museum, Oxford (OUM), Segdewick Museum, Cambridge (SMC), Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Stuttgart (SMNS).

2.4. Abkürzungen

Die Abkürzungen in alphabethischer Reihenfolge und ihre Bedeutung:

acc	akzessorisches (= laterales) Dorsalosteoderm
At	Atlas
Ax	Axis
C	Vertebra cervicalis (Halswirbel), Halssegment
Cc	Costa cervicalis (Halsrippe)
Cond vert	Condylus vertebralis (Wirbelkörper-Gelenkkopf, Wirbelhauptgelenk)
Cor	Os coracoideum
Corp vert	Corpus vertebralis (Wirbelkörper)
Cproth	Costa prothoracalis (Prothoracalrippe)
Cran	Cranium
Cth	Costa thoracalis (Brustrippe)
Cws	Halswirbelsäule
Derm	Dermis (Haut)
Disc int	Discus intervertebralis (Bandscheibe)
Fac art	Facies articularis (Gelenkfläche)
Fasc lumbdors	Fascia lumbodorsalis (Lenden-Rückenfascie)
G	Gewicht
Gast	Gastrale (Bauchrippe)
Gastost	Gastral-Osteoderm (Verknöcherung der Bauchhaut)
Lig cing	Ligamentum cingulatum (Gürtelligament)
Lig intost	Ligamentum interosteodermale (Zwischenwirtel-Ligament)

M.	Musculus
M epax	epaxiale Muskelmasse
M rect	M. rectus abdominis
Ms ilcost	Myoseptum de M. iliocostalis
P	Druckpolster
Paraost	Osteoderm aus dem Paravertebralschild
Proc art	Processus articularis (Gelenkfortsatz des Neuralbogens)
Proc spin	Processus spinosus (Dornfortsatz)
Proc trans	Processus transversus (Querfortsatz)
Rw	Rumpfwand-Muskulatur
Scap	Scapula
Sscap	Suprascapula
Thws	Thoracalwirbelsäule
Ubg	Unterhaut-Bindegewebe
Zyga	Zyganthrum
Zgos	Zygosphen

2.5. Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde mit der finanziellen Unterstützung des SFB 53 (Palökologie) und des SFB 230 (Natürliche Konstruktionen) durchgeführt. Für die Betreuung danke ich Prof. F. WESTPHAL (Tübingen), Prof. D. AMMERMANN (Tübingen) und Prof. W.-E. REIF (Tübingen).

Für die Überlassung von Präparationsmaterial sowie für die freundliche und tatkräftige Hilfe bei der Bearbeitung von fossilem und rezenten Untersuchungsmaterial bedanke ich mich bei den Damen und Herren J. ATTRIDGE (London), S. CHAPMAN (London), A. CHARIG (London), M. DORLING (Cambridge), J.L. FRANZEN (Frankfurt), H. KOPP, R. HAUFF (Holzmaden), M. HECHT (New York), T. KEMP (Oxford), G. KING (Oxford), A. LIEBAU (Tübingen), D. MARTILL (Leicester) J. MARTIN (Leicester), S. McDOWELL (New York), G. MICKOLEIT (Tübingen), A. MILNER (London), C. MYERS (New York), R. PICKFORD (Bath), P. POWELL (Oxford), S. SWANSBOROUGH (Bistol), S.F. TARSITANO (New York), M. TAYLOR (Bristol), G. VIOHL (Eichstätt), A.C. WALKER (London), P. WELLNHOFER (München), F. WESTPHAL (Tübingen), und R. WILD (Stuttgart). K. KLEMMER (Frankfurt) danke ich für die Überlassung eines Filmes über die terrestrische Lokomotion von *Crocodylus niloticus*, W. WETZEL für die Reproduktion der Zeichnungen und H. BAUSCHERT (beide Tübingen) für die graphische Beratung und Frau A. KOLTER für die freundliche und schnelle Hilfe bei den Röntgenaufnahmen im Strahleninstitut der Tübinger Universitätsklinik.

Für lange und zeitraubende aber sehr fruchtbare Diskussionen zum Thema "Krokodil-Biomechanik" und für die Bereitschaft zu interdiszipilinärer Arbeit spreche ich den Ingenieur(inn)en J. BAHNDORF, K.-U. BLETZINGER, G. FAUST, H. FLÖSSER, G. GRÜNDIG, J. HENNICKE, R. REINER und H.J. SCHOCK (alle Stuttgart) meinen Dank aus.

Bei D. AMMERMANN, S. ESSWEIN, D. GRUBER, H. HELLRUNG, H. KOPP, A. LAEMMERT, T. MARTIN, W. MAIER, E. und G. MICKOLEIT, W.-E. REIF, J. RIESS, J. RUTSCHKE, S.F. TARSITANO, E. WEBER und F. WESTPHAL (alle Tübingen) möchte ich mich für die geduldige und kritische Durchsicht sowie die Diskussion des Manuskriptes (oder Teilen davon) herzlich danken. Mein Dank gilt auch H.-W. GÖTZ (Ulm), der mir bei der Sektion von drei Krokodilen im American Museum of Natural History beharrlich geholfen hat, H. KOPP (Tübingen), der mir bei den umfangreichen Präparationsarbeiten mit Rat und Tat zu Seite gestanden hat, und der Stumpfkrokodildame ELISABETH, die mir vier Jahre lang (oft unfreiwillig) Einblick in die Lokomotionsformen der Krokodile gegeben hat.

All jenen, die mir in der schwierigen Endphase dieser Arbeit immer wieder Mut gemacht und viel Zeit und Geduld geopfert haben, danke ich ganz besonders.

3. Biomechanik des Krokodilrumpfes bei der Landlokomotion

Wenn ein Krokodil auf dem Bauche ruht, so befindet sich seine Rumpfwirbelsäule in einer leichten Kyphose. Der Scheitel dieser Kyphose liegt in der Lendenregion. Erhebt sich das Tier, so bleibt diese Kyphose erhalten. Gleichzeitig beult sich die Bauchwand nach ventral aus und die Flankenhaut spannt sich (eigene Beobachtungen).

Bei allen Landtetrapoden, die außer den Krokodilen zum Stemmgang mit kyphotisch gewölbter Wirbelsäule fähig sind (Mammalia, Sauropoda), fällt im Achsenskelett ein Bereich mit erhöhten Processus spinosi auf, der mit der Zone der stärksten Belastung korreliert ist (D'ARCY THOMPSON 1942, SLIJPER 1946, KUMMER 1959, 1975, 1975a, PREUSCHOFT 1976, ALEXANDER 1977). An diesen Processus spinosi inserieren die starken epaxialen Sehnen-Muskelkomplexe, welche die frei getragenen Wirbelsäulenabschnitte von Hals und Rumpf verspannen (dorsale Zugverspannung). Bei den Säugetieren wird der Wirbelsäulenbogen durch die Bauchmuskulatur, den M. latissimus dorsi und den M. iliocostalis ventral zugverspannt. Durch die feste Verbindung von Becken und Wirbelsäule, die starke Verknöcherung des Thorax sowie dessen zusätzliche Stabilisierung durch Ligamente hat die Bauchmuskulatur, insbesondere der M. rectus abdominis, feste Widerlager. Der hochovale Querschnitt des Thorax verlängert den Hebel, über den die Bauch- und Iliocostalmuskulatur Kraft auf die Wirbelsäule ausübt (KUMMER 1959, 1975, 1975a).

Bei den Krokodilen jedoch haben die Processus spinosi im gesamten Rumpf- und Schwanzwurzelbereich dieselbe Höhe. Leicht erhöhte Processus spinosi kommen nur im Hals-Prothorax-Übergangsbereich und im distalen Schwanzbereich vor. Während die ersteren mit dem Ende der Halsmuskulatur korreliert sind (vgl. FREY 1988: Kapitel 3.1., 6.1.), tragen die letzteren die Schuppen des Unpaarkammes im distalen Schwanzbereich. Große Ansatzareale für verspannende Sehnen-Muskel-Komplexe sind nicht zu entdecken. Auch eine Ventralverspannung des Rumpfwirbelsäulenbogens scheint unwahrscheinlich, weil die latero- und sternocostalen Rippensegmente und das Sternum knorpelig und sehr biegsam sind. Die Ossa pubis gelenken beweglich am Becken und sind nach cranial knorpelig verlängert. Eine Kontraktion des M. rectus abdominis, der vom letzten Rippenbogen und dem Sternum zum cranialen Rande der Pars cartilaginea der Ossa pubis zieht, würde zuerst die Ossa pubis nach craniodorsal rotieren und den Sternalapparat nach caudal ziehen, bevor es zu einer Ventralflexion der Rumpfwirbelsäule kommt. Durch die starke laterale Auslage der vertebrocostalen Rippensegmente gelangt die Hauptmasse des M. iliocostalis schon vor dem Scheitel des Wirbelsäulenbogens über das Niveau der Wirbelkörper, so daß auch über diese Muskelgruppe eine Ventralverspannung des Wirbelsäulenbogens unwahrscheinlich erscheint. Es stellt sich die Frage, wie der Rumpfwirbelsäulenbogen der Krokodile bei der Landlokomotion stabilisiert wird.

Daher stelle ich in dieser Arbeit die folgende Hypothese auf: Bei Krokodilen bilden Wirbelsäule und Paravertebralschild (gemeint sind die knöchernen **und** häutigen Bestandteile der Rückenhaut; FREY 1988: Kapitel 5.) zusammen mit der epaxialen Muskulatur das Tragsystem des Rumpfes.

Im folgenden werde ich diese Hypothese auf ihre funktionsanatomische Haltbarkeit überprüfen.

3.1. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes bei der terrestrischen Lokomotion - ein biomechanisches Modell

Nach der oben formulierten Hypothese sind Wirbelsäule, Paravertebralschild und epaxiale Muskulatur des Rumpfes als funktionelle Einheit zu betrachten, d.h. die Wirkungsweise des Tragsystems beruht auf die Interaktion von allen drei Komponenten. Da histologische und morphogenetische Untersuchungen in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden konnten, beruht das im folgenden diskutierte Modell auf den Ergebnissen von makroskopisch anatomischen Untersuchungen, selbst durchgeführten Beobachtungen an lebenden Tieren, Beschreibungen von terrestrischen Lokomotionsweisen aus der Literatur sowie Biegeversuchen an toten Krokodilen (VIRCHOW 1914, FREY 1982; siehe Kapitel 2.2.). Da die Hauptbewegungsebene des Krokodil-Tragsystems bei der terrestrischen Lokomotion die Sagittalebene ist, betrachte ich hier nur Wirbelsäulenbewegungen in der dorsoventralen Richtung. Histologische Untersuchungen und Tests zu den Materialeigenschaften verschiedener Gewebe im Tragsystem des Krokodilrumpfes sind in Vorbereitung.

3.1.1. Die Begrenzung der Beweglichkeit des Rumpfes durch den Paravertebralschild

Biegeversuche an der gefleischten Wirbelsäule eines frischtoten *Alligator mississippiensis* zeigen, daß die Rumpfwirbelsäule der Tiere in Vergleich zur Hals- und Schwanzwirbelsäule wenig biegsam ist (VIRCHOW 1914). Gleichwohl kann die Rumpfwirbelsäule nach dorsal und ventral stärker gebogen werden, als ich dies an lebenden Tieren jemals beobachten konnte: Die maximal mögliche Extension der Rumpfwirbelsäule an lebenden Tieren scheint nach bisherigen Erkenntnissen mit dem Erreichen einer geraden Rückenlinie zu enden (Abb. 4A). Die gefleischte Wirbelsäule hingegen läßt sich biegen, bis ihre Dorsalseite konkav ist. Auch Ventralflexionen sind bei der gefleischten Rumpfwirbelsäule stärker möglich, als bei lebenden Tieren. Führt man dieselben Biegeversuche am Rumpf toter Tiere durch, die nur abgehäutet wurden, ist die Biegsamkeit der Rumpfwirbelsäule etwa gleichgroß wie die der gefleischten Wirbelsäule.

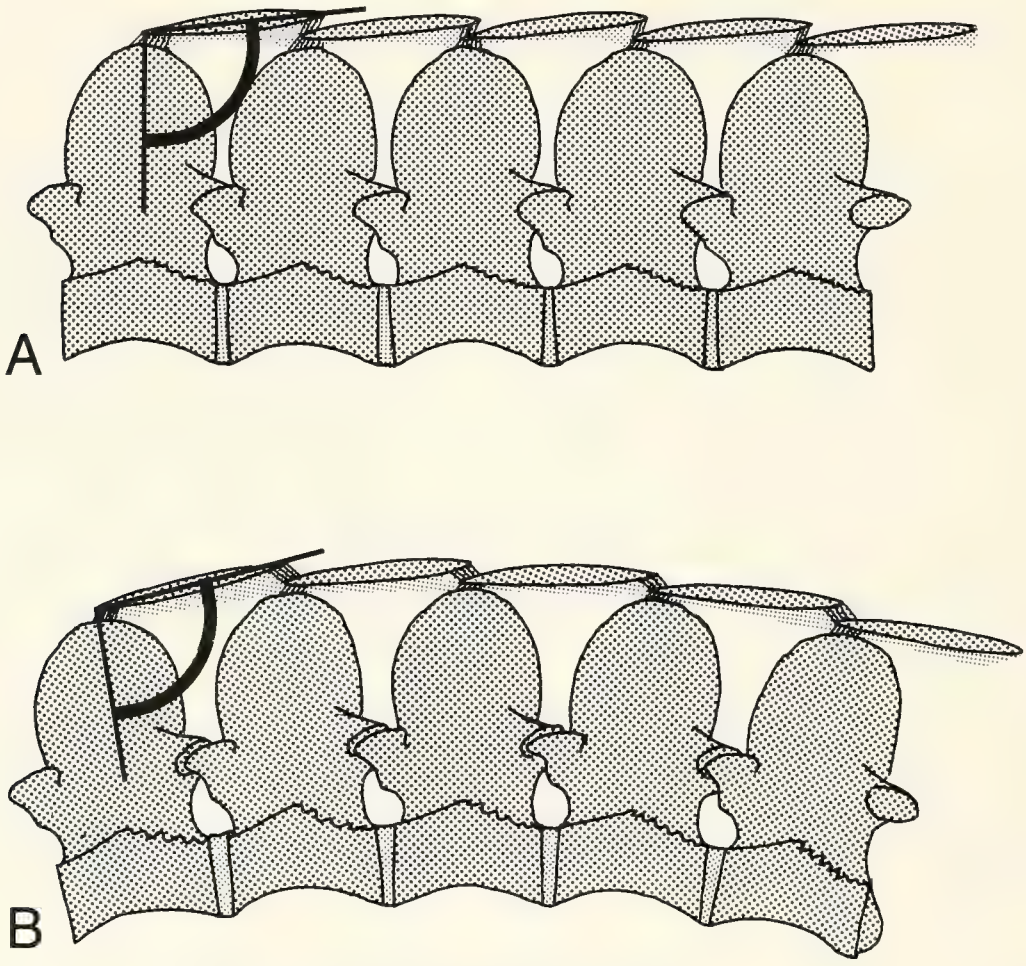


Abb. 4. *Osteolaemus tetraspis*: Stellung der Wirbel und der Paravertebralschild-Osteoderme gegeneinander, gezeichnet nach einer Röntgenaufnahme (Lateralansicht von links).- A: Maximale Extension.- B: Maximale Ventralflexion durch aktive Wirbelsäulenkrümmung nach Beobachtungen an lebenden Tieren, dargestellt an einem Rumpfwirbelsäulenausschnitt. Man beachte die Winkelkonstanz zwischen der senkrechten Achse eines Processus spinosus und dem dazugehörigen Paravertebralschild-Osteoderm. Bewegungen über diese beiden Extremstellungen hinaus sind nach bisherigen Beobachtungen nur passiv möglich und führen zu einer Veränderung des Winkels zwischen Dornfortsatz und Paravertebralschild-Osteoderm.

Wird jedoch die Haut auf dem Präparat belassen, so gleicht die Beweglichkeit des Rumpfes in etwa derjenigen, die von lebenden Tieren bekannt ist. Gleichzeitig ist festzustellen, daß sich der gebogene Rumpf elastisch verhält: Läßt man ihn los, so stellt er sich von alleine fast wieder gerade. Die Kraft, die nötig ist um den Rumpf zu biegen, wächst mit dem Grad der Krümmung. Diese Eigenschaften des Rumpfes bleiben auch dann erhalten,

wenn man nur den Paravertebralschild auf dem Rumpf beläßt. Der Paravertebralschild erhöht demnach die Elastizität des Rumpfes, limitiert aber zugleich seine Beweglichkeit.

Mit Untersuchungen zur Beweglichkeit der Paravertebralschild-Osteoderme gegen die Dornfortsätze der Rumpfwirbel konnte die Struktur mit elastischen Eigenschaften innerhalb des Paravertebralschildes lokalisiert werden. Wenn man an einem unfixierten Krokodil versucht, die parasagittalen Osteoderme des Paravertebralschildes gegen die Dornfortsätze der Rumpfwirbel zu verschieben oder aufzustellen, gelingt dies nur unter erheblichem Kraftaufwand. Biegeversuche, die ich an toten Krokodilen unter dem Röntgengerät durchführte, bestätigten, daß die Verbindung zwischen den parasagittalen Paravertebralschild-Osteodermen und den Dornfortsätzen weder Verschiebungen in der Horizontalebene zuläßt, noch Veränderungen des 93^0-Winkels zwischen der senkrechten Achse der Dornfortsätze und der Längsachse der Osteoderme, sofern der Rumpf nicht stärker gekrümmt wird, als dies von lebenden Tieren bekannt ist (Abb. 4). Bei Biegungen nach dorsal über die gerade Rückenlinie hinaus vergrößert sich der Winkel zwischen Osteoderm und Dornfortsatz, bei starken Ventralflexionen verringert er sich. Solche Biegungen erfordern jedoch große Kräfte und sind an lebenden Tieren selten zu beobachten (vgl. NORMAN 1985: Abb. Seite 175 oben links). Für das Modell kann also eine feste, winkelkonstante Verbindung zwischen Dornfortsätzen und Paravertebralschildwirteln angenommen werden (Abb. 4). Elastische Kräfte bei Rumpfkrümmungen werden daher überwiegend in den interosteodermalen Bandapparaten (= interosteodermale Verbindungsfasern und Gürtelligamente) gespeichert. Es ist davon auszugehen, das sich das Tragsystem bei frei getragener Wirbelsäule im lebenden Tier dann im Gleichgewicht befindet, wenn die Rumpfwirbelsäule leicht kyphotisch gewölbt ist (Abb. 5). Jede Verformung des Tragsystems nach dorsal oder ventral benötigt Energie zur Dehnung des interosteodermalen Bandapparates. Die interosteodermalen Gelenke sind also funktionell gesehen akzessorische Wirbelgelenke mit elastischen Eigenschaften. Die Osteoderme sind druckstabile Bestandteile der tragenden Achse des Rumpfes.

3.1.2. Funktionsweise der Muskulatur im Tragsystem der Krokodile

Legt man ein totes Krokodil so auf zwei Holzklötze, daß der Rumpf frei trägt, so sinkt die Kyphose ein und die Rückenlinie wird gerade. Die Aufrechterhaltung der Kyphose im lebenden Tier ist also auf eine muskuläre Verspannung zurückzuführen. Nach der eingangs formulierten Hypothese wird angenommen, daß dies durch die epaxiale Muskulatur geschieht, die den Paravertebralschild mit der Wirbelsäule verbindet und untrennbar zur funktionellen Einheit der tragenden Achse gehört (FREY 1988: Kapitel 6.7.).

Der M. multifidus, der M. spinalis und der M. articulospinalis entspringen sehnig auf den Gürtelligamenten der medianen Osteodermen-Längsreihe des Paravertebralschildes. Diese Systeme sind die einzigen epaxialen, die rote (tonische) Muskelfasern enthalten, und es sind die einzigen, die bei allen untersuchten Krokodilgattungen in Rumpf- und Schwanzwurzelbereich gleichgebaut sind (FREY 1988: Kapitel 6.7.1.1.-6.7.1.3.). Da tonische Muskelfasern meist in Muskeln zu finden sind, die zu Dauerleistungen bei geringer Kraftentwicklung fähig sind (SCHMIDT & THEWS 1980), ist es wahrscheinlich, das die drei medialen Muskelsysteme für die Aufrechterhaltung der Kyphose der tragenden Achse verantwortlich sind.

Die segmentalen Sehnen der drei Systeme verlaufen alternierend nach caudal (M. multifidus und M. articulospinalis) und cranial (M. spinalis). Der M. spinalis und der M. articulospinalis haben zur parasagittalen Osteodermenreihe direkten Kontakt; der M. multifidus erlangt diesen Kontakt über den Ursprung des M. spinalis (FREY 1988: Kapitel 6.7.1.2.). Entscheidend aber ist, daß die Sehnen der drei Systeme segmentübergreifend sind und als zugbelastbare Elemente wirken können. Sie verspannen die Osteodermensegmente gegen die vertebralen Segmente im Sinne einer Kreuzverspannung.

Wegen ihrer weißen (phasischen) Muskelfasern, ihres lateralen Verlaufes und ihrer Insertion auf den weit ausladenden Processus transversi sorgen die Systeme des M. tendinoarticularis und des M. longissimus vermutlich für kurzzeitige Lateralflexionen des Rumpfes und Schwanzes bei asynchroner Kontraktion der kontralateralen Muskelsäulen. Bei synchronen Kontraktionen können die beiden Systeme wegen ihres Ursprunges an den distalen Teilen der Paravertebralschildwirtel auch an schnellen Wirbelsäulen-Extensionen beteiligt sein.

Auch wenn die unterschiedlichen Eigenschaften von roter und weißer Muskulatur nach Untersuchungen an Squamata nicht mehr als gesichert gelten dürfen (GLEESEN & HARRISON 1986), bleibt als Faktum bestehen, daß die beiden lateralen Systeme größere

physiologische Querschnitte haben als die drei medialen und daher mehr Kraft entwickeln können.

Da alle epaxialen Muskelsysteme an den Gürtelligamenten inserieren, wird ihre Zugkraft immer auf zwei Paravertebralschildwirtel verteilt (Abb. 5). Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Muskeln auch die Spannungszustände im interosteodermalen Bandapparat beeinflussen.

Die Richtung der über die epaxialen Muskeln auf die Osteoderme wirkenden Kräfte läßt sich für die drei medialen Muskelsysteme aus der Richtung der Sehnen erschließen, die mit der Richtung der Resultierenden übereinstimmt (KUMMER 1959, GANS & BOCK 1965). Diese Resultierende kann in zwei Kraftkomponenten zerlegt werden (Abb. 5): Eine, die in Richtung Osteoderme wirkt und in eine senkrecht dazu, die in Richtung der Dornfortsätze wirkt. Wegen der Belastung der Rumpfkyphose durch das Körpergewicht wirken auf die Wirbelkörper ebenfalls zwei Kraftkomponenten: Die eine ist die Druckkraft, welche die Wirbelkörper in ihrer Längsrichtung belastet, und die andere ist wegen des bogenförmigen Baues der einzelnen Rumpfwirbelkörper nach dorsal gerichtet. Diese letztere Kraftkomponente wirkt der nach ventral gerichteten Belastung der Dornfortsätze entgegen. Die neurozentrale Sutur wird also zusammengepreßt (Abb. 5).

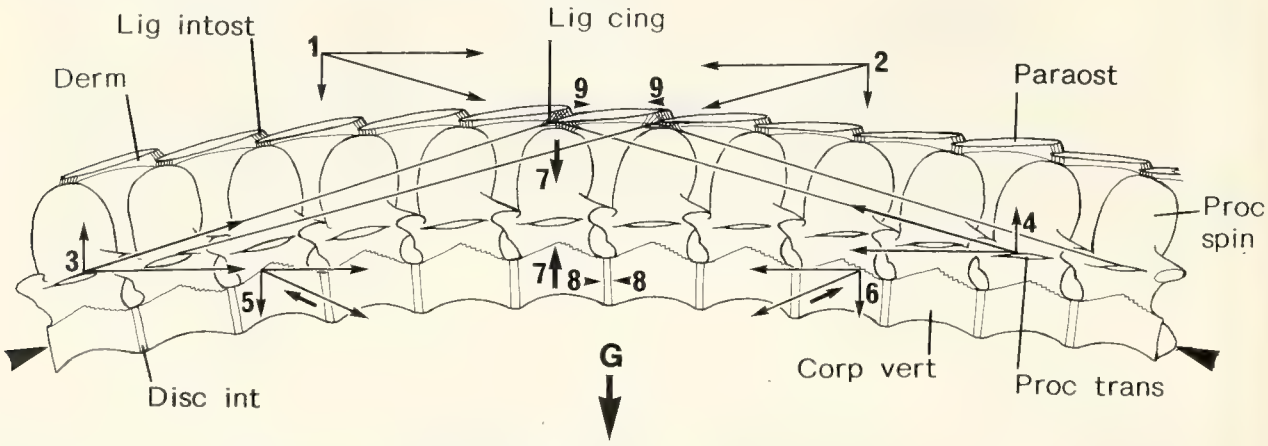


Abb. 5. Zehn Wirbel der Rumpfwirbelsäule mit den dazugehörigen Paravertebralschild-Osteodermen in derjenigen Stellung, die beim Stemmgang verschiedener Krokodilarten beobachtet wurde (Lateralansicht von links, schematisch).- Eingezeichnet ist je ein nach cranial und ein nach caudal ziehendes Muskel-Sehnen-Segment (dargestellt als Geraden) zweier aufeinanderfolgender Segmente des Achsenskeletts. Der freigetragene Wirbelsäulenbogen wird durch das Körpergewicht (*G*) belastet. Die Gürtel verhindern das Auseinanderweichen der Bogenenden (große dreieckige *Pfeile*), wodurch die Paravertebralschild-Osteoderme (*9*) und die Wirbelkörper mit den Bandscheiben (*8*) druckbelastet werden. Die auf die Skelettelemente wirkenden Kräfte werden aus der Richtung der Sehnen (= Resultierende) erschlossen. Die Resultierenden können in Kraftkomponeneten zerlegt werden, wie sie in den Kräfteparallelogrammen *1-4* dargestellt sind. Demnach werden sowohl die Dornfortsätze als auch die Paravertebralschild-Osteoderme druckbelastet. Die auf die Transversalfortsätze wirkende längsgerichtete Kraftkomponente der Parallelogramme *3* und *4* wirkt auch auf die gewinkelte neurozentrale Sutur. Da diese Kraft senkrecht zum Körpergewicht wirkt, ergibt sich eine Resultierende, die den bogenförmig gebauten Wirbelkörper in etwa in der Achse eines Bogenschenkels belastet (Kräfteparallelogramme *5* und *6*). Der Wirbelkörper wirkt durch seine Bogenkonstruktion dieser Kraft entgegen (*Pfeile*, die den Resultierenden der Parallelogramme *5* und *6* entgegengesetzt sind). Bei Belastung des Gesamtsystems wird die neurozentrale Sutur zusammengepreßt (*7*), wobei die von dorsal her wirkende Kraft durch die Spannung der epaxialen Muskel-Sehnen-Systeme über die Paravertebralschild-Osteoderme auf die Dornfortsätze übertragen wird und die von ventral wirkende durch die Bogenkonstruktion der Wirbelkörper als eine Resultierende aus den längsgerichteten Druckkräften einen Gegendruck auf die neurozentrale Sutur ausübt. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Beim Galopp und bei Sprüngen wird die Rumpfwirbelsäule in der Sagittalebene bewegt und zwar mit großer Kraft und Geschwindigkeit. Extensionen der Rumpfwirbelsäule werden sehr wahrscheinlich durch die synchrone Kontraktion aller epaxialer Muskelsysteme

und des M. iliocostalis bewirkt, der über seine derben Myosepten ebenfalls Kräfte auf den Paravertebralschild überträgt. Die Extension der Wirbelsäule wird durch die synchrone Kontraktion der epaxialen Muskulatur bewirkt. Wenn die maximale Extensionsstellung erreicht ist (Abb. 4A), verstärkt sich der Druck auf alle knöchernen Elemente der tragenden Achse.

Ventralflexionen des Rumpfes (Abb. 4B) können nur durch die Kontraktion des M. rectus abdominis erklärt werden, denn der M. iliocostalis erreicht mit der Hauptmasse seiner Fasern bereits vor dem Scheitel der Kyphose die Höhe der Wirbelkörper. Die mechanischen Schwierigkeiten, die mit der Kontraktion des M. rectus abdominis verbunden sind, wurden eingangs dieses Kapitels erörtert. Ein Blick auf die Abbildung 2A, auf der eine extreme Beugephase des Rumpfes beim Galopp zu sehen ist, gibt Hinweise, wie dieses mechanische Problem vermutlich gelöst ist. Da weder die knorpeligen Ventralteile des Costosternalapparates noch die beweglichen Ossa pubis einseitig wirkende Kräfte des kontrahierenden M. rectus abdominis ohne große Verluste durch Verformung bzw. durch Abduktion auf die Wirbelsäule übertragen können, müssen der Brustkorb und die Ossa pubis durch den Gegenzug von Muskeln stabilisiert werden. Durch die auf Abbildung 2A erkennbare starke Dorsalflexion von Hals- und Schwanzwirbelsäule wird der M. capiti-sternalis und der M. ilioischiocaudalis gedehnt. Dabei übt der M. capiti-sternalis einen Gegenzug auf den Thorax aus, der M. ilioischiocaudalis stabilisiert über die truncocaudalen Faserbündel des M. rectus abdominis die Ossa pubis.

3.1.3. Aufhängung der Rippen und der Rumpfwandmuskulatur

Die Rippen der Krokodile sind wie diejenigen der Mammalia nach caudolateral gerichtet. Die laterale Auslage der Rippen ist bei den Krokodilen jedoch wesentlich größer als bei den Mammalia, was dem Krokodil-Thorax einen querovalen Querschnitt verleiht. Wegen ihrer Form sind die Rippen beider Tiergruppen beim Stemmgang unter der Last der Eingeweide Drehmomenten unterworfen, denen die Rippenaufhängung entgegenwirken muß. Bei den Mammalia geschieht dies einerseits durch die zweiköpfige Rippenartikulation auf zwei hintereinanderliegenden Wirbeln und bei Großtieren zudem durch die rasche Ossifikation des Costosternalapparates sowie durch die drastische Reduktion der lateralen Rippenauslage (hochovaler Rumpfquerschnitt). Dies ist möglich, weil der Mammalia-Wirbel aus einem einzigen massiven Stück besteht. Dieses Prinzip der zweiköpfigen Rippenaufhängung ist bei den Krokodilen nur im Bereiche der Prothoracalrippen realisiert, doch liegen die beiden Rippenköpfe auf einem einzigen Wirbel. In der Prothoracalregion ist die laterale Rippenauslage relativ gering, die Rippen haben einen großen Querschnitt und ihre knorpeligen latero- und sternocostalen Segmente sind kurz. Eine zusätzliche Stabilisierung bildet der Coracoid-Scapula-Komplex, der mit diesem cranialen, im Querschnitt hochovalen Teil des Thorax muskulär verbunden ist und dadurch auch den auf die Rippen wirkenden Drehmomenten aktiv oder passiv entgegenwirken kann. So können z.B. die Scapulae bei Belastung durch die mit dem lateralen Rand des Paravertebralschildes verwachsenen M. dorsoscapularis und M. dorsohumeralis, sowie durch den starken M. serratus-Komplex in Position gehalten werden (vergleiche Abb. 6; FREY 1988: Abb. 42). Offensichtlich werden die Prothoracalrippen durch diese Konstruktion eines doppelten Rahmens so wenig belastet, daß die neurozentrale Sutur kein Problem ist. Hinzu kommt, daß das Capitulum der Prothoracalrippen genau auf der neurozentralen Sutur liegt (GADOW 1896). Es ist also auch bei Rippenrotationen in der Längsrichtung keine Scherbelastung der Sutur zu erwarten, da die Naht durch das Capitulum verschlossen wird. Damit sind die Prothoracalwirbel funktionell einteilig.

Wegen ihrer knorpeligen latero- und sternocostalen Segmente und der biegsamen Aufhängung am ebenfalls knorpeligen Sternum sind die weit ausladenden und stark nach caudolateral gebogenen vertebrocostalen Rippensegmente des Thorax mit Sicherheit starken Belastungen durch Drehmomente mit longitudinal und transversal wirkenden Komponenten ausgesetzt, die aus dem Körpergewicht und dem Schwingen der Eingeweide bei der Lokomotion resultieren. Ausserdem koossifizieren die laterocostalen Segmente niemals mit den vertebrocostalen. Bei Krokodilen fehlt also eine ventrale Versteifung des Thorax fast ganz (siehe oben). Capitulum und Tuberculum articulieren beide auf der cranialen Kante eines Processus transversus. Eine zusätzliche Aufhängung der Rippen erfolgt über die verstärkten Myosepten des M. iliocostalis, die ausschließlich auf der caudalen Kante der knöchernen vertebrocostalen Rippensegmente entspringen (Abb. 7, 8). Mit diesen Myosepten sind die Rippen jeweils zwischen zwei Osteodermen-Wirteln am lateralen Rande des Paravertebralschildes aufgehängt und zwar so, daß die dermale Aufhängung ein

Segment caudal der vertebralen liegt (Abb. 8; vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.7.3.). Durch diese Konstruktion übertragen die Thoracalrippen keine Kräfte direkt auf den die Querfortsätze und den Paravertebralschild weitergeleitet.

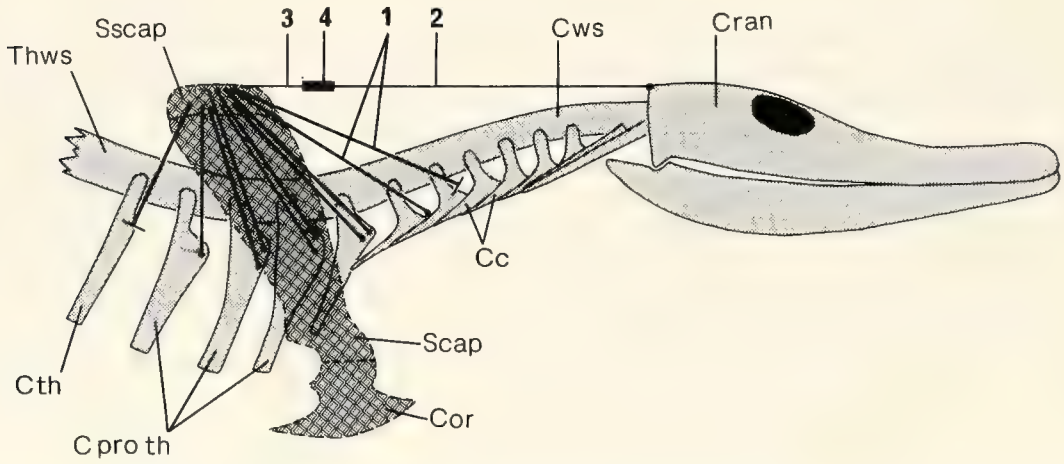


Abb. 6. Die Aufhängung des Hals-Prothorax-Übergangsbereiches der Krokodile von rechts gesehen (schematisch, der Schultergürtel ist dunkel gerastert). Der M. serratus-Komplex (1) hält die gesamte dargestellte Wirbelsäulenregion. Der Schädel wird dabei zusätzlich durch den M. transversospinalis capitis (2) und den M. rhomboideus (3) gehalten. Beide Muskeln sind durch ein Ligament (4) miteinander verbunden sind. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Wirken Drehmomente mit nach cranial und/oder medial gerichteten Komponenten auf das vertebrocostale Rippensegment, so ist seine dermale Aufhängung auf Zug beansprucht, die vertebrale dagegen auf Druck (Abb. 7, 8). Entsprechend besteht die dermale Aufhängung aus einem Bindegewebsapparat, die vertebrale aus Knochen (vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.7.3.). Gestalt und Aufhängung der vertebrocostalen Rippensegmente kanalisieren die durch das Gewicht der Eingeweide bedingten Drehmomente in zwei Richtungen: nach cranial und nach medial. Um die Funktion der Konstruktion anschaulich darzustellen, ist es zweckmäßig, die Wirkung der beiden Kraftkomponenten getrennt zu betrachten.

Bei einem in medialer Richtung auf die Rippe wirkenden Drehmoment setzen sich die Zugkräfte sowohl über die Myosepten des M. iliocostalis als auch über die Osteoderme der beiden an der Rippenaufhängung beteiligten Schuppenwirtel fort und werden so über eine große Fläche auf die Processus spinosi zweier Wirbel verteilt (Abb. 7, 8). Da der Paravertebralschild horizontal steht, die Resultierende der Zugkraft aber nach ventrolateral gerichtet ist, muß die angespannte epaxiale Muskulatur einen Gegendruck entwickeln, um ein Absacken der distalen Osteoderme des Paravertebralschildes zu verhindern (Abb. 7). Bei Extremlasten wirkt die mit starken Faserapparat verspannte Längsnaht zwischen den parasagittalen und den lateralen Osteodermen des Paravertebralschildes als elastische Soll-Knickzone, die eine Abknickung der dann stark in Querrichtung biegebeanspruchten Paravertebralschild-Segmente erlaubt. Da die dermale Rippenaufhängung auch als Drehpunkt wirkt, überträgt das belastete vertebrocostale Segment nur Kräfte in der Horizontalen in Richtung auf die Wirbelsäule, d.h. der Processus transversus wird in seiner queren Achse belastet, was seine Gestalt und Stellung bereits vermuten ließ (Abb. 7).

Auch bei der in cranialer Richtung auf die Rippe wirkenden Drehmoment-Komponente ist die dermale Aufhängung zugbelastet. Diese Zuglast überträgt sich auf den entsprechenden Wirtel des Paravertebralschildes, d.h. nur das Segment des Paravertebralschildes wird druckbeansprucht, das demjenigen Wirbel, an dem die Rippe artikuliert, zugordnet ist (Abb. 8). Da die Schuppenwirtel fast unverschieblich auf den dorsalen Kanten der Processus spinosi fixiert sind und die bei einer cranialen Rippenrotation wirkende Kraft durch die Art der Rippenaufhängung auch eine nach ventral gerichtete Komponente enthält, werden die schräggestellten Osteoderme des Paravertebralschildes nicht nur auf Druck in ihrer Längsachse belastet sondern auch auf Biegung, wie Material und Morphologie der Osteoderme zeigen. Als knöcherne Elemente in der Haut sind die Osteoderme auf Druck belastbar, und die längsorientierten Kiele versteifen sie gegen Biegung in der Längsachse nach dem Prinzip eines T-Profiles. Eine Biegebelastung der Osteoderme kann außerdem durch den Gegendruck der epaxialen Muskulatur zumindest teilweise ausgeglichen werden.

Bei Belastung der Rippen werden also über den Paravertebralschild von dorsal her Duckkräfte auf die Dornfortsätze und die neurozentrale Sutur übertragen. Da der Bogen der Wirbelkörper wegen der Wirkung des Körpergewichtes von ventral her einen Gegendruck ausübt, wird die neurozentrale Sutur zusammengepreßt (vergleiche Abb. 5).

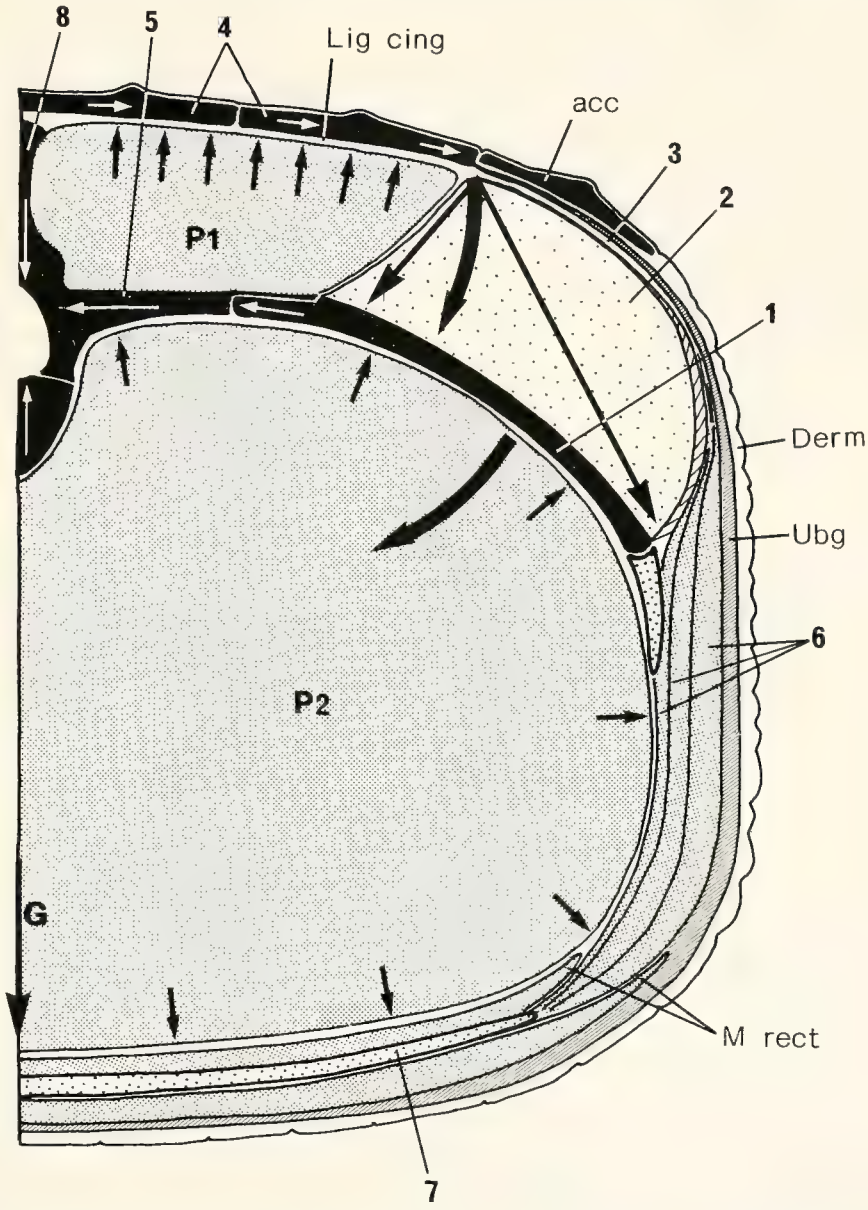


Abb. 7. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes im Querschnitt (schematisch), um die Richtung derjenigen Kräfte (Pfeile) darzustellen, welche bei einer Rotation einer Rippe (1) nach medial (gebogener Pfeil) auftreten, wenn diese durch das Gewicht (G) der Eingeweide (P2) belastet wird. Dadurch wird das Myoseptum des M. iliocostalis (2) zugbelastet. Auch die Fascia lumbodorsalis (3) wird über die Rumpfwandmuskulatur (6) durch die Last der Eingeweide gespannt. Da sowohl die Myosepten des M. iliocostalis als auch die Fascia lumbodorsalis am lateralen Rande des Paravertebralschildes (4) aufgehängt sind, werden die distalen Bereiche der Paravertebralschildwirtel nach ventral gezogen. Die epaxiale Muskulatur (P1) bildet ein druckstabiles Widerlager, das das Durchsacken des Paravertebralschildes verhindert. Die Artikulation der Rippe am Transversalfortsatz (5) ist druckbelastet. Der Gastralrippenkorb (7) verhindert, daß sich der Eingeweidesack beim Anheben des Rumpfes zu sehr nach ventral ausbeult. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Auf die vertebrale Rippenaufhängung wirken hauptsächlich Kräfte in cranialer Richtung, und es erscheint zunächst widersinnig, daß die Rippen am cranialen Rand der Processus transversi befestigt sind und nicht am caudalen. Die Processus transversi können also keine knöchernen Widerlager für die nach cranial rotierenden Rippen bieten. Es gibt jedoch

Gründe, die diese Art der Rippenaufhängung vorteilhaft erscheinen lassen. Das schlanke Stück, mit dem das vertebrocostale Rippensegment am Processus transversus artikuliert, wird stärker belastet, wenn die Aufhängung nicht flexibel gestaltet ist. Diese Flexibilität wird durch Bindegewebe erreicht, über das das vertebrocostale Rippensegment mit der cranialen Kante des Processus transversus verbunden ist. Durch die große Distanz zwischen Capitulum und Tuberculum wird die Oberfläche der Gesamt-Artikulation vergrößert. Die Anheftungsstrecke wird umso größer, je ausladender die Rippen sind. Durch diese Art der Rippenartikulation ist gewährleistet, daß die belasteten Rippen im Extremfall nach cranial ausweichen können, ohne auf einen knöchernen Anschlag zu treffen (Abb. 9). Über die Zugelelemente (Bindegewebe) zwischen Rippenkopf und Processus transversus wird die Kraft auf den weit nach lateral ausladenden Processus transversus übertragen, der dadurch Kräfte aufnehmen muß, die in cranialer Richtung wirken. Dieser Belastung wirkt die große Breite und die massige Basis der Processus transversi entgegen. Da die Rippen unter Last nicht einfach in der Horizontalen nach cranial geschoben sondern nach craniodorsal gedreht werden, wirkt die vertebrale Rippen- Artikulation als Scharnier, das eine Rotationsbewegung des Capitulum gegen den Processus transversus in gewissen, noch zu testenden Grenzen erlaubt (Abb. 9). Möglicherweise liegt hier ein Vorspannmechanismus vor, der bei der Atembewegung des Thorax eine Rolle spielt.

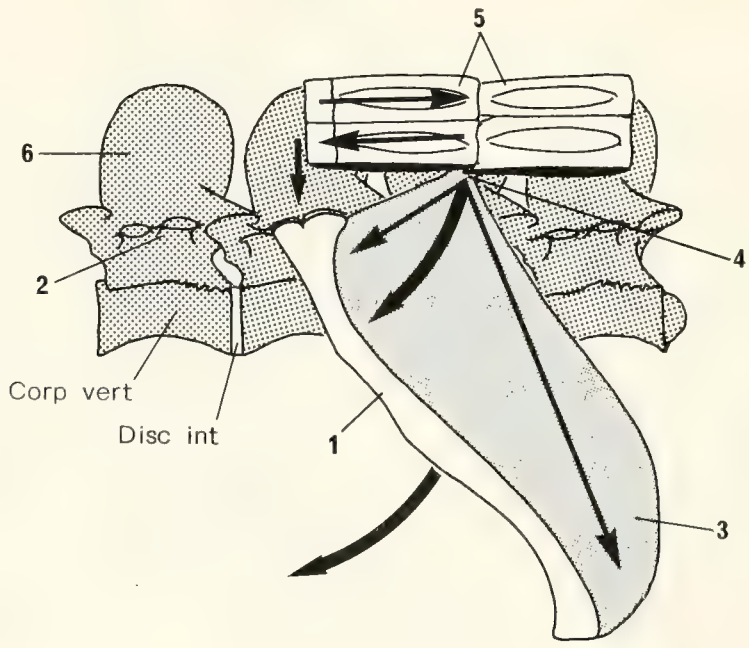


Abb. 8. Das Prinzip der Thoracalrippen-Aufhängung der Krokodile von links gesehen (schematisch). Das Gewicht der Eingeweide dreht die Rippe (1) um ihre Befestigung am Transversalfortsatz (2) nach cranial (gebogener Pfeil), wodurch das M. iliocostalis-Myoseptum (3) gespannt wird und dabei über das Gürtelligament (4) Kräfte auf zwei hintereinanderliegende Paravertebralschildwirtel (5) überträgt, wobei nur der craniale wegen seiner Befestigung am Dornfortsatz druckbelastet wird. Da die Kräfte jedoch nicht exakt in der Längsachse der leicht schräg gestellten Osteoderme wirken, werden die Paravertebralschild-Osteoderme biegebeansprucht. Die Dornfortsätze (6) dienen als Abstandhalter. Die Pfeile geben die Richtungen der Kräfte an. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Im Bereich der kurzen Rippen und im rippenlosen Lumbalbereich dominieren Kräfte, die über die Rumpfwandmuskulatur und die bei Krokodilen extrem derb ausgebildete Fascia lumbodorsalis auf den Paravertebralschild und über diesen auf die Processus spinosi übertragen werden (Abb. 7). Wieder werden die Dornfortsätze über den Paravertebralschild von dorsal belastet, wobei die neurozentrale Sutur durch den Gegendruck der Wirbelkörper zusammengepreßt wird. Auch hier verhindert der Gegendruck der angespannten epaxialen Muskelmasse das Durchsacken des nahezu horizontalen Paravertebralschildes, und die Biegezone zwischen den parasagittalen und lateralen Osteodermen gibt bei Extremlasten, ausgelöst durch die schwingenden Eingeweide, elastisch nach. Die kurzen Rippen fungieren als nachgiebige Kragbalken, die das Kollabieren der lateralen Rumpfwand verhindern (Abb. 7). Dieses Offenhalten des Eingeweidesackes wird durch die

Gastralia unterstützt, die im rippenlosen Lumbalbereich zusammen mit den knorpeligen Pubis-Teilen allein diese Aufgabe übernehmen.

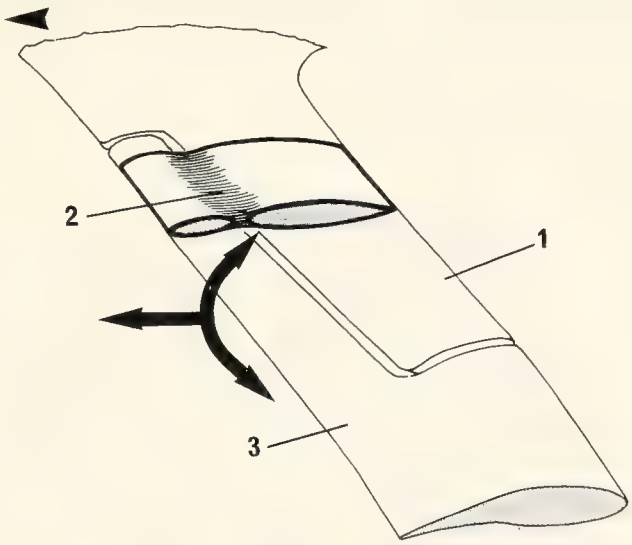


Abb. 9. Die Funktion der Thoracalrippenbefestigung am cranialen Rande eines Transversalfortsatzes (1). Der im Ausschnitt eingezeichnte Bandapparat (2) zwischen dem Capitulum der Thoracalrippe (3) und dem Transversalfortsatz ermöglicht scharnierartige Bewegungen der Rippe gegen deren Transversalfortsatz, möglicherweise auch das elastische Abfangen von Kräften, die von caudal her auf die Rippe wirken. Die geschweiften Pfeile geben die Bewegungsmöglichkeiten des Systems an, der dreieckige Pfeil weist nach cranial.

3.2. Funktionsmorphologie des Schwanzes

Während des Stemmganges wird nur die Schwanzbasis aktiv angehoben. Die distale Hälfte des Schwanzes liegt dem Boden auf (vergleiche Abb. 1). Da die Auflagefläche der Costae caudales die neurozentrale Sutur der basalen Schwanzwirbel übergreift (vergleiche FREY 1988: Kapitel 3.5.), sind die Wirbel funktionell einteilig. Weiter posterior koossifizieren Arcus neuralis und Corpus vertebralis. Daher ist es leicht erklärbar, wie der Schwanz im Galopp während der Extensionsphase in seiner Gesamtheit angehoben werden kann, bis er im stumpfen Winkel gegen das Becken nach posterodorsal gerichtet ist (Abb. 2A). Nur die distalen Bereiche des Unpaarkammes weisen nach posteroventral, folgen also offensichtlich der Schwerkraft. Für die Dorsalflexion der Schwanzwurzel sind höchstwahrscheinlich die nach caudal ziehenden Segmente der epaxialen Becken-Muskulatur verantwortlich (Abb. 13). Da der M. tendinoarticularis schon an der Schwanzwurzel fast ganz reduziert ist, können nur die sehr weit nach posterior reichenden Sehnen-Muskel-Segmente des M. articulospinalis, des M. spinalis und des M. multifidus die Schwanz-Abduktion durchführen. Diese Systeme allein besitzen den günstigsten Hebel und ein knöchernes Widerlager für diese Tätigkeit, da sie distal an den lateralen Flächen der Processus spinosi inserieren. Die Extension der Schwanzwurzel bis zur Konkavität der Rückenlinie ist vor allem durch die tief eingezogenen interosteodermalen Bandapparate möglich, die eine beträchtliche Überschiebung der basalen Caudal-Osteoderme zulassen (vergleiche FREY 1988: Kapitel 5.2., Abb. 22C). Bei den Arten der meisten Gattungen sind diese Osteoderme ohnehin stark reduziert (*Alligator*, *Crocodylus*, *Tomistoma* und *Gavialis*). Die stärkere Ossifikation der Caudalhaut bei den Arten der Gattungen *Palaeosuchus*, *Osteolaemus*, *Caiman* und *Melanosuchus* ist bei der aquatischen axialen Lokomotion von Bedeutung, worüber an anderer Stelle zu sprechen sein wird (FREY & RIESS in Vorb.).

3.3. Funktionsmorphologie der Halswirbelsäule

Die Halswirbelsäule wird bei allen terrestrischen Lokomotionsformen frei getragen, und das Gewicht des großen Schädels erzeugt gewaltige Kräfte in ventraler Richtung. Diese auf die Halswirbelsäule wirkenden Kräfte steigen beträchtlich an, wenn die Krokodile große

Beutetiere an Land überwältigen und ins Wasser schleppen (vergleiche COTT 1961, GUGGISBERG 1972). Die Funktionsanalyse der Halswirbelsäule kompliziert sich besonders deshalb, weil dieser Wirbelsäulenabschnitt als "Kopf-Manipulationsorgan" nicht in dem Maße versteift werden kann, wie die Rumpfwirbelsäule. Stabilität muß also einhergehen mit der zum Beutefang notwendigen Beweglichkeit.

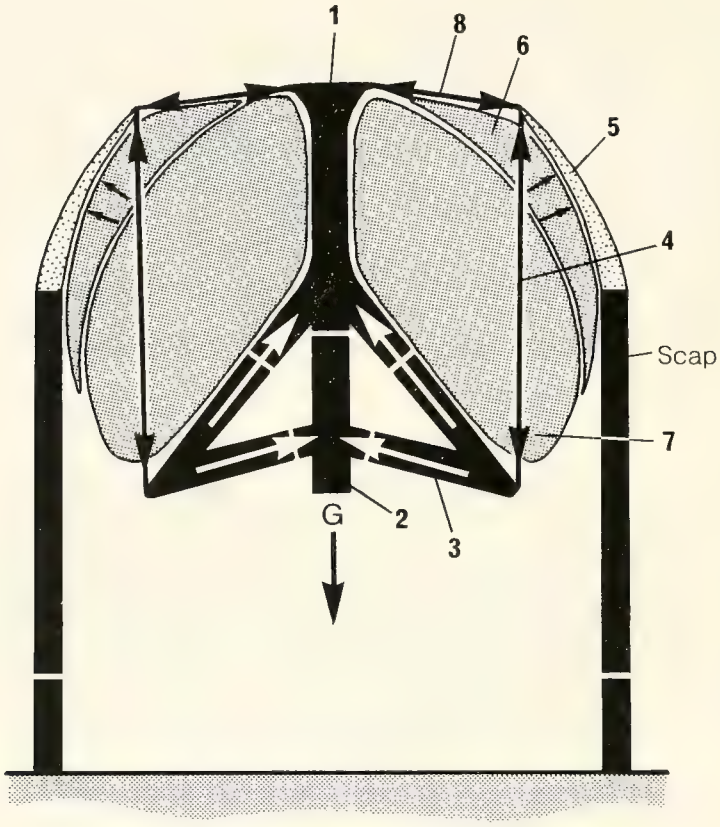


Abb. 10. Die Aufhängung der Halswirbelsäule der Krokodile an der Schulter, gezeigt an einem schematischen Schnitt durch einen der posterioren Halswirbel. (Die knöchernen Bauteile sind als schwarze Balken, die knorpeligen punktiert dargestellt und die Druckpolster sind gerastert. Die Aufhängemuskeln sind als dünne schwarze Striche dargestellt.) Das Achsenskelett (der Neuralbogen und seine Fortsätze, 1; der Wirbelkörper, 2 und die Halsrippen, 3) ist über den M. serratus (4) an den biegsamen Suprascapulae (5) aufgehängt. Ein bindegwebiges (6) und ein muskuläres (7) Druckpolster verhindern dabei ein Umbiegen der Suprascapula nach medial. In der transversalen Richtung wird die Lage des Achsenskeletts durch den M. rhomboideus (8) stabilisiert. Da die Rippen die auf sie wirkenden Kräfte gleichmäßig auf den Neuralbogen und den Wirbelkörper weiterleiten (weiße Pfeile), kann die neurozentrale Sutur im Modell vernachlässigt werden: Die Halswirbel sind funktionell einteilig. Der mit "G" bezeichnete, nach ventral gerichtete, Pfeil gibt die Richtung der Schwerkraft an. Abkürzung siehe Kapitel 2.4..

Die Halswirbelsäule kann als Ausleger oder Hebearm (beam) aufgefaßt werden, der am Prothorax befestigt ist. Dabei wirken auf die dorsalen Elemente Zug-, auf die ventralen Druckkräfte (Abb. 13). Die Halsmuskulatur überträgt keine Kräfte unmittelbar auf die Nuchalosteoderme. Diese liegen der Halsmuskulatur nur locker auf. Tiefe transversale Falten während des Stemmganges belegen, daß bei normaler Halshaltung keine Zugkräfte auf die Haut wirken. Ähnliches gilt für die intervertebralen Ligamente. Sie sind besonders im posterioren Bereich der Halswirbelsäule und im Übergang zum Thorax sehr dünn und schwach; sie können daher nur einen geringen Beitrag bei der Aufnahme dorsaler Zuglasten leisten. Ein experimenteller Beleg für diese Behauptung steht jedoch aus, und so muß die Frage nach der Funktion dieser Ligamente vorläufig unbeantwortet bleiben.

Die Halsmuskulatur mit ihren Bindegewebsanteilen und Sehnen kann große Kräfte aufnehmen. Besonders im Übergangsbereich von der Hals- auf die Thoracalwirbelsäule sind

die Cervicalmuskeln sehr sehnen- und bindegewebsreich (vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.1., 6.7.1.). So münden die langen lateralen Muskelfasern des M. transversospinalis capitis in Höhe des Halswirbels IX in eine Sehne, die über mehrere separate Äste mit dem cranialen Rand des Paravertebralschildes, den Spitzen der Processus spinosi des Halswirbels IX, denen der Muskel mit den Thoracalwirbeln I und II und den cranialen Myosepten der epaxialen Muskulatur verbunden sind. Zusätzlich verbindet der M. transversospinalis capitis alle Processus spinosi der Halswirbel untereinander. Ähnlich konstruiert ist der M. transversospinalis cervicis (Teil I). In den caudomedialen Teilen des M. transversospinalis cervicis (Teile II/III) treten starke Sehnen auf, die weit auf die Thoracalwirbelsäule reichen und wie Zugseile wirken, während die caudolateralen Teile des Muskelkomplexes über transversale Ligamente mit den Muskeln und Fascien der Prothoracalregion in Verbindung treten. All diese Muskeln entspringen auf dem Hinterhaupt und laufen am Ende der Halswirbelsäule in einen massigen, undeutlich gegliederten Komplex zusammen, der mit seinen Sehnen- und Ligamentsystemen auf den lateralen Flächen der dort leicht erhöhten Processus spinosi inseriert. Alle genannten Muskeln verlaufen dorsal der Wirbelhauptgelenke und sind daher geeignet, Zugkräfte in Längsrichtung aufzunehmen (Abb. 6, 13).

Es gibt aber auch Muskeln, die Zugkräfte durch das Gewicht des Cranium in posterodorsaler Richtung aufnehmen können: der M. iliocostalis cervicis und der nach cranioventral ziehende Teil des M. serratus-Komplexes (siehe FREY 1988: Kapitel 6.6.2.; Abb. 6, 10, 13). Beide Muskeln inserieren an den Halsrippen, also ventral der Wirbelkörper und können die ganze Halswirbelsäule wie Zuggurte halten. Die Faserbündel des M. serratus entspringen von der Suprascapula und verlaufen relativ steil in dorsoventraler Richtung. Die knorpelige Suprascapula wird bei Belastung des Muskels biegebelastet. Die epaxiale Muskelmasse verhindert im Hals-Prothorax-Übergangsbereich, zusammen mit einem großen Bindegewebskissen, das Umbiegen der knorpeligen Suprascapula nach medial. In Querrichtung wirkende Kräfte können durch die M. rhomboidei kompensiert werden (Abb. 10). Der M. iliocostalis verläuft mehr in Richtung der Längsachse des Halses. Er überträgt daher in Längsrichtung orientierte Kraftkomponenten über die Prothoracalrippen auf die Wirbelsäule und durch seine Myosepten auf die cranialen Segmente des Paravertebralschildes. Sowohl der M. serratus als auch der M. iliocostalis überspannen den Hals-Prothoracal-Übergangsbereich und stellen so eine enge muskuläre Verbindung zwischen den beiden Wirbelsäulenregionen her.

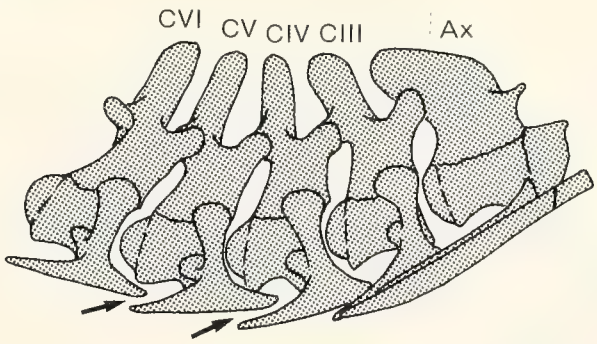


Abb. 11. *Alligator mississippiensis*: experimentell herbeigeführte maximale Dorsalflexion des anterioren Teiles der Halswirbelsäule in Lateralansicht, von einer Röntgenaufnahme durchgezeichnet; Ansicht von rechts. Man beachte die deutlich voneinander getrennten Halsrippen, was eine Dehnung der intercostalen Ligamente vermuten läßt (Pfeile). Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Die Halsrippen können, mit Ausnahme der beiden caudalen Rippenpaare, große Kräfte in der Längsrichtung der Halswirbelsäule aufnehmen. Sie bilden mit ihren ligamentös gesicherten Gleitgelenken (Articulationes intercostales) ventrolateral der Corpora vertebrales ein paariges, nach caudal leicht divergierendes Stützsystem (Abb. 11-13). Die Wirkung dieses Stützsytems wurde von VIRCHOW (1914) beobachtet und sehr anschaulich beschrieben: Die Halsrippen blockieren eine Ventralflexion der Halswirbelsäule über die Horizontalebene hinaus. Dabei gleiten die Processus craniales über die Gelenkflächen der Corpora costales und spannen den intercostalen Bandapparat (vergleiche Abb. 11). Die knöchernen horizontalen Rippenteile nehmen Druckkräfte auf, während die Ligamente durch Zugkräfte gespannt werden. Da die horizontalen Halsrippen-Elemente eine Kette bilden, erhält jedes Glied dieser Kette sowohl von cranial als auch von caudal Druckkräfte. Das daraus resultierende Biegemoment wird in eine Kraftkomponente kanalisiert, die über die

Rippenköpfe gleichmäßig auf Corpus vertebralis und Arcus neuralis übertragen wird. Durch das Überschieben der leicht schräg gestellten Halsrippen treten Drehmomente auf, die die Rippen nach caudal rotieren. Diese Drehmomente werden durch die Spannung der Ligamenta intercostalia aufgehoben, da durch die Ligamente ein Drehmoment in der entgegengesetzten Richtung aufgebaut wird.

Cranial ist die Kette der Halsrippen durch die Costa atlantis und die Costa axialis abgeschlossen (Abb. 11, 12). Beide Rippen überlagern die Costa des dritten Halswirbels und bilden so einen in sich fast unbeweglichen Komplex, bestehend aus den drei cranialen Halswirbeln und deren Rippen. Caudal fehlt ein solcher Abschluß, denn die Rippen des achten und neunten Halswirbels bilden untereinander kein Intercostalgelenk. Hier entsteht durch die Unterbrechung der Halsrippenkette eine Zone großer lateraler Beweglichkeit. Ansonsten ist die laterale Beweglichkeit der Halswirbelsäule gering (vergleiche FREY 1982), da in der horizontalen Bewegungsebene die beiden contralateralen Intercostalligamente gespannt werden müssen (Abb. 12). Zusätzlich blockiert wird die laterale Beweglichkeit der Halswirbelsäule durch die gewaltigen Fettlager, die die Räume zwischen den tiefen und den äußeren Halsmuskeln füllen (vergleiche FREY 1988: Kapitel 6.3.). Der Fettkörper ist kaum komprimierbar, und der M. sphincter colli verhindert zusammen mit der Haut, an der er inseriert, ein laterales Ausweichen des Fettkörpers. Der Hals wird also als Ganzes in seiner Basis gegen den Rumpf hin- und herbewegt. Zum Schädel hin besteht

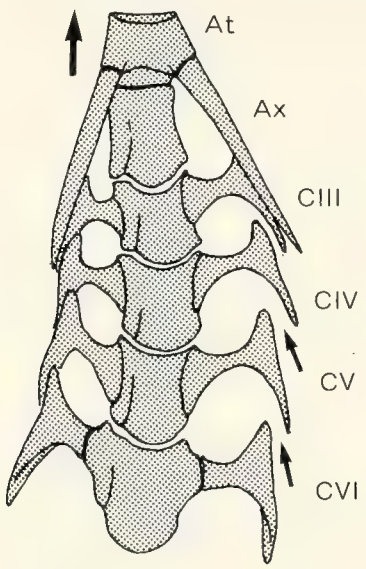


Abb. 12. *Alligator mississippiensis*: experimentell erzeugte maximale Lateralflexion des anterioren Halswirbelsäulenbereiches von ventral gesehen, von einer Röntgenaufnahme durchgezeichnet. Die Halsrippen der rechten Körperseite sind bis zu ihren Anschlägen übereinandergeschoben, die der linken Seite dagegen auseinandergezogen (kleine Pfeile). Auch bei lateralen Bewegungen scheint eine elastische Dehnfähigkeit der intercostalen Ligamente vorzuliegen. Der Anschlag der Halsrippen ist schon bei geringen Krümmungsradien erreicht. Der große Pfeil weist nach cranial. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

nach VIRCHOW (1914) eine starke Beweglichkeit im Hinterhauptgelenk. Wie eigene Biegeversuche am Hals toter Krokodile zeigen, sind elastische Eigenschaften der intercostalen Ligamente wahrscheinlich, da die Rückstellung des gebogenen Halses weitgehend von alleine erfolgt.

Die Beweglichkeit der gefleischten Halswirbelsäule nach dorsal ist, wie die Versuche VIRCHOWs (1914) zeigen, nur durch die Anschläge der Processus spinosi limitiert (Abb. 11). Eine derart starke Dorsalflexion wird am lebenden Tier einerseits durch den M. longus colli verhindert, andererseits durch die großen Dorsalschilder, die über mehrere Wirbelsegmente reichen.

Die Sicherung gegen Torsion geschieht ebenfalls durch die Halsrippen. Auch hier werden die Kräfte über die Intercostalgelenke und die Rippenköpfe transversal auf die Wirbel übertragen. Da diese Aufgabe auch von den Zygapophysen-Gelenken erfüllt wird, besitzen die Krokodile eine doppelt gegen Torsion stabilisierte Halswirbelsäule. Die Eigenart der Tiere, große Beutetiere durch rasche Rotationen um die Körperlängsachse zu zerteilen,

wobei mit Sicherheit enorme Torsionskräfte auf die Halswirbelsäule wirken, machen eine solch aufwendige Stabilisierung der Halswirbelsäule erforderlich.

Das für die Halswirbelsäule der Krokodile vorgestellte biomechanische Modell kann vorläufig nur für die Gattungen gelten, bei denen der Bau von Atlas und Axis nebst der dazugehörigen Halsrippen demjenigen von *Alligator* entspricht (*Caiman*, *Palaeosuchus*, *Melanosuchus*, vergleiche WERMUTH 1952). Bei den übrigen Gattungen ist der Dens keilförmig und die Halsrippen von Atlas und Axis divergieren nach caudal. Die Stellung der Halsrippen beeinflußt den Zugwinkel und damit die Wirkungsrichtung der darauf angehefteten Muskeln und Sehnen. Leider stand mir kein Material zur Verfügung, um die Frage nach der Mechanik dieser "crocodylinen Halsrippenstellung" klären zu können.

3.4. Das Konstruktionsprinzip

Die Eigenschaften der durch Osteoderme versteiften Dorsalhaut und ihre Einbindung in das axiale Sehnen-Muskel-Wirbelsäulensystem deutet darauf hin, daß die Dorsalhaut mit ihrem Paravertebralschild ein wichtiger Bestandteil des Tragsystems der Krokodile ist. Daraus ergibt sich bei jenen terrestrischen Lokomotionsweisen, bei denen der Rumpf frei getragen wird, das folgende allgemeine biomechanische Modell für das Konstruktionsprinzip "Krokodil". Es ist auf Abbildung 13 dargestellt:

Die tragende Achse des Rumpfes besteht aus dem frei zwischen den Gürteln getragenen kyphotischen Wirbelsäulenbogen. Der Bogen wird durch die intervertebral angeordneten Osteodermen-Wirtel des Paravertebralschildes und durch die angespannten epaxialen Muskelsysteme des M. multifidus, des M. spinalis und des M. articulospinalis aktiv stabilisiert. Die Osteoderme limitieren die Beweglichkeit der Wirbelsäule und bilden zusammen mit den Processus spinosi, den Processus transversi und der epaxialen Muskulatur ein selbsttragendes System, das aus einzelnen Doppel-T-Trägerelementen besteht. Die horizontalen Bestandteile dieses Trägers werden durch die Processus spinosi auf konstantem Abstand gehalten. Damit können auch die Zugwinkel der epaxialen Sehnen- Muskelsysteme nur in einem kleinen Bereich variieren. Rumpfwand- und Bauchmuskulatur, sowie der Rippenkorb sind am lateralen Rand des Paravertebralschildes aufgehängt und tragen die Eingeweide. Die Thoracalrippen sind zusätzlich an den Processus transversi abgestützt. Der Schwerpunkt des Tieres liegt unter dem Scheitel des Bogens zwischen Schulter- und Beckengürtel in der Lendenregion. Dies konnte in einem einfachen Balance-Versuch bestätigt werden (Kapitel 2.1.).

Die Vorderextremitäten und der Schultergürtel bilden die Stütze für die Halswirbelsäule, zu deren Tragfähigkeit der Paravertebralschild nicht beiträgt. Seine Funktion wird von der Reihe der Halsrippen übernommen, welche die Wirbelsäule unterspannen. Besonders fest ist die Verbindung zwischen Atlas, Axis und dem dritten Halswirbel. Die Wirbelsäule wird im Halsansatz durch den breiten, stark geteilten M. serratus- Komplex, den M. rhomboidei und dem M. iliocostalis cervicis zwischen den Schulterblättern getragen, was für einen Amnioten, der nicht zu den Säugetieren gehört, einmalig ist.

Der Schwanz ist in seinem basalen Bereich nur mit den epaxialen Muskeln, vermutlich besonders vom M. multifidus, dem M. spinalis und dem M. articulospinalis an der Rumpfwirbelsäule aufgehängt. Die caudale Hälfte des Schwanzes liegt dem Boden auf (vergleiche Abb. 1).

Das Tragsystem des Krokodilrumpfes erinnert damit formal an eine bogenförmig gewölbte elastische Fachwerkbrücke (girder bridge) mit kreuzverspanntem Ober- und Unterzug (Paravertebralschild und Wirbelsäule). Die Lasten (Eingeweide) sind vom Oberzug abgehängt (Rumpfwand-Muskulatur und Fascia lumbodorsalis) und zum Teil zusätzlich gegen den Unterzug abgestützt (Rippen). Demgegenüber gleicht die Halswirbelsäule einem unterspannten Ausleger (beam), der über lange Zugelemente (Halsmuskeln) am cranialen Ende der Fachwerkbrücke aufgehängt ist. Die Kette der längs orientierten Halsrippen bilden im Halsbereich einen druckbelastbaren Unterzug. Auch der Schwanz gleicht einem Ausleger. Er ist - zumindest bei *Alligator mississippiensis* - nur über Zugelemente (M. multifidus, M. spinalis und M. articulospinalis) verspannt. Im Bereich des Rumpfes sind Oberzug und Unterzug druckbelastet, da die durch das Körpergewicht belastete Bogenkonstruktion zwischen den Extremitäten eingespannt ist. Das Konstruktionsprinzip des Krokodilrumpfes bezeichne ich als "selbsttragende Doppel-T- Konstruktion".

Die hier aufgestellte Hypothese über die Funktion des Tragsystems der Krokodile kann die Existenz des aufwendigen und kompliziert gebauten Paravertebralschildes funktionell erklären. Die superfizielle Position des Paravertebralschildes bringt den Nachteil der Verletzlichkeit durch äußere Gewalteinflüsse mit sich. Kleinere Verletzungen, wie sie z.B. bei

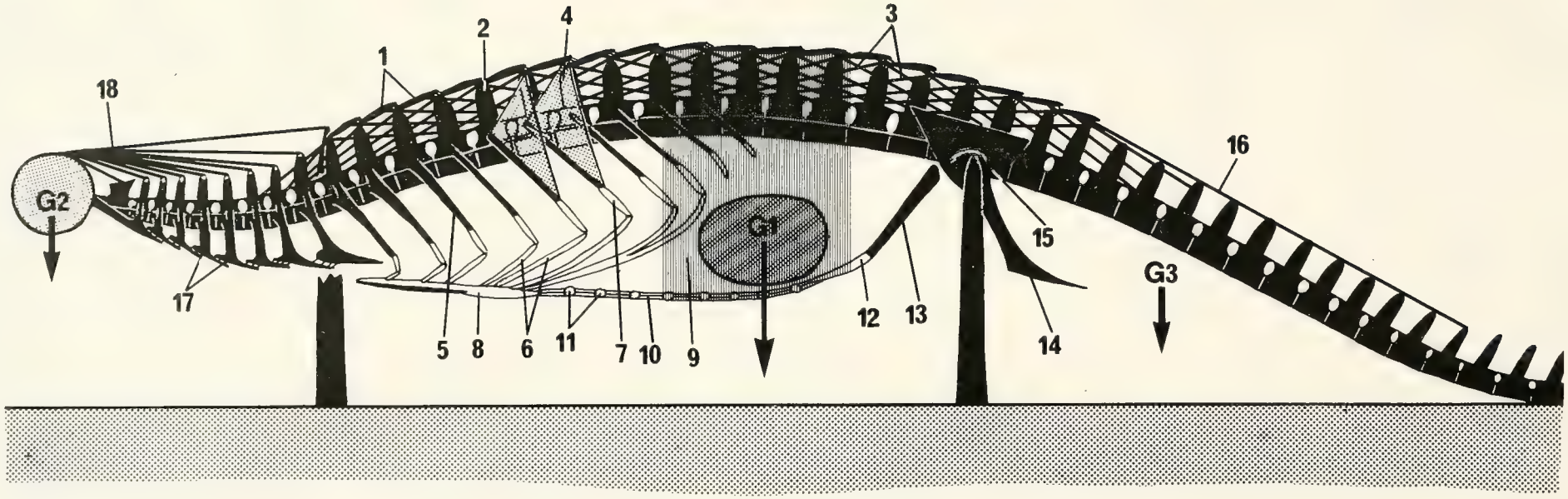


Abb. 13. Schema eines abgestemmt stehenden Krokodiles (von links gesehen), um das Prinzip der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion zu zeigen. Der nach dorsal gewölbte Rumpfbereich ist durch den Paravertebralschild überspannt (1). Die Eingeweide sind über die Fascia lumbodorsalis (9) an diesem Oberzug aufgehängt. Ihr Gewicht (G1) versucht, den Bogen des Achsenskelettes abzuflachen, d.h. der Oberzug ist zusammen mit seinen Abstützungen (= Dornfortsätze; 2) druckbelastet. Weil der Bogen zwischen den Gürteln eingespannt ist, werden auch die Wirbelkörper druckbelastet. Paravertebralschild und Wirbelsäule sind kreuzverspannt (epaxiale Muskulatur; 3). Die ossifizierten vertebrocostalen Rippensegmente (5) sind über die Myosepten des M. iliocostalis (4) am Paravertebralschild aufgehängt. Eine ventrale Zugverspannung des Wirbelsäulenbogens durch den M. rectus abdominis (10) ist unwahrscheinlich, weil geeignete Widerlager fehlen: Das Os pubis (13) ist beweglich mit dem Ilium (15) und dem Ischium (14) verbunden und besitzt eine ausgedehnte Pars cartilaginea (12). Die latero- (7) und sternocostalen (6) Rippensegmente sind - wie auch das Sternum (8) - knorpelig und biegsam. Die Gastralia (11) dienen als Querverteifungen in der ventralen Bauchwand. Die Halswirbelsäule ist einem Ausleger oder Hebearm vergleichbar, der durch das Gewicht des Schädels (G2) nach unten gezogen wird. Hier ist es der Unterzug (= Halsrippenkette; 13), der die Druckkräfte aufnimmt. Die Dorsalverspannung der Halswirbelsäule geschieht über die dorsalen Stränge der epaxialen Halsmuskulatur (z.B. M. transversospinalis capitis; 18). Die Schwanzwirbelsäule ist wie die Halswirbelsäule ein Ausleger, der in seinem basalen Bereich gegen die Schwerkraft (G3) gehalten werden muß. Dieser Ausleger ist über die beiden medialen epaxialen Muskelsysteme (16) aufgehängt. Abkürzungen siehe 2.4..

innerartlichen Beißereien vorkommen, werden sicherlich durch die Vielgliedrigkeit des Systems in Längs- und Querrichtung weitgehend ausgeglichen. Größere Verletzungen, die mehrere Wirtel betreffen, dürften dagegen schon einen Einfluß auf die Tragfähigkeit des Systems zumindest unter Belastung haben. Eine schnelle Reparatur solcher Schäden in tragenden Teilen ist immer zweckmäßig und findet wegen der hohen Vaskularisation der Osteoderme auch tatsächlich statt (SEIDEL 1979, WEBB & MANOLIS 1983).

Die Tatsache, daß die knöchernen Elemente des Paravertebralschildes bei stark aquatischen Krokodilen - gleichgültig ob fossil oder rezent - meist reduziert sind, spricht dafür, daß diese Struktur im Zusammenhang mit der terrestrischen Lokomotion steht. Bei rezenten Krokodilen geschieht die Reduktion eines Osteoderms vom Rande her, d.h. der zentrale knöcherne Kiel kann die Schuppe weiterhin gegen Druck und Biegung stabilisieren, auch wenn der Rest des Osteoderms verschwunden ist. Tiere mit reduzierten Paravertebralschild-Osteodermen wie *Crocodylus porosus* sind im Vergleich zu anderen Arten keine ausdauernden Läufer und verlieren die Fähigkeiten zum Galopp nach den Angaben von COTT (1961) schon bei vergleichsweise geringen Körpergrößen: Der größte beobachtete C. porosus war etwa 60cm lang (zum Vergleich: *C. johnstoni* galoppieren noch mit 120cm Körperlänge und mehr).

Wie sehr sich die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion des Krokodilrumpfes von dem anderer terrestrischer Großtetrapoden mit frei getragener Rumpfwirbelsäule unterscheidet, wird deutlich, wenn man deren Konstruktionsprinzipien mit demjenigen der Krokodile vergleicht.

3.5. Das Konstruktionsprinzip der Krokodile im Vergleich mit demjenigen anderer terrestrischer Großtetrapoden

3.5.1. Die Bogen-Sehnen-Konstruktion

Unter den rezenten Wirbeltieren, die in Größe und Gewicht mit den Krokodilen ungefähr übereinstimmen ist dieses Prinzip nur bei den Mammalia verwirklicht, z.B. bei einigen räuberischen Marsupialia wie *Sarcophilus*, den Carnivora, den kleinen Arten der Ruminantia und den großen Arten der Rodentia, die bei der Lokomotion ihre Wirbelsäule bogenförmig gewölbt tragen und beim Galopp die Biegsamkeit ihrer Wirbelsäule zum Verlängern der Schrittweite nutzen. Auch beim Indischen Elefanten (*Elephas*), findet sich diese "Bogen-Sehnen-Konstruktion". Im Gegensatz zu den Krokodilen bilden bei den Säugetieren Thorax und Becken auch beim Stehen und bei langsamer Fortbewegung feste Widerlager, die die Zugkraft des M. rectus abdominis ohne große Verluste auf die Wirbelsäule übertragen. Auch der M. latissimus dorsi, der vom Humerus an die Lumbalwirbelsäule zieht, ist an der ventralen Bogenverspannung beteiligt (SLIJPER 1946, KUMMER 1959, 1975, 1975a, HILDEBRANDT 1960, GUTMANN 1975). Diese verpannenden Muskelzüge sind aktiv, sobald die Rumpfwirbelsäule der Tiere frei trägt.

Bei den Kursoren unter den Säugetieren, die ihre Rumpfwirbelsäule in einer Kyphose tragen, erreicht der Bogen sein Maximum im anterioren Lumbalbereich (Abb. 14A, B). Gerade hier sind die Processus spinosi sehr kurz, um die zum Rennen notwendige Flexibilität der Wirbelsäule zuzulassen. Indische Elefanten, bei denen eigenen Beobachtungen zufolge das Maximum der Lordose weiter cranial liegt, sind trotz ähnlicher Konstruktion (Abb. 14B) noch nicht einmal zu einem kleinen Sprung fähig. Bei den Equiden und den großen Ruminantiern, die die Schrittweite mit ihren langen und schlanken Beinen verlängern und den Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta*), ist die Wirbelsäule nach dem "Geigenbogen-Prinzip" verspannt (KUMMER 1959, 1975, 1975a; Abb. 14C). Abgesehen davon, daß die Corpora vertebralia der Lendenwirbel bei den genannten Mammalia sehr große Querschnitte und damit entsprechend große Gelenkflächen besitzen, finden sich eine Fülle von zum Teil sehr starken Ligamenten, die die einzelnen Wirbel miteinander verbinden, aber auch mehrere Wirbel übergreifen.

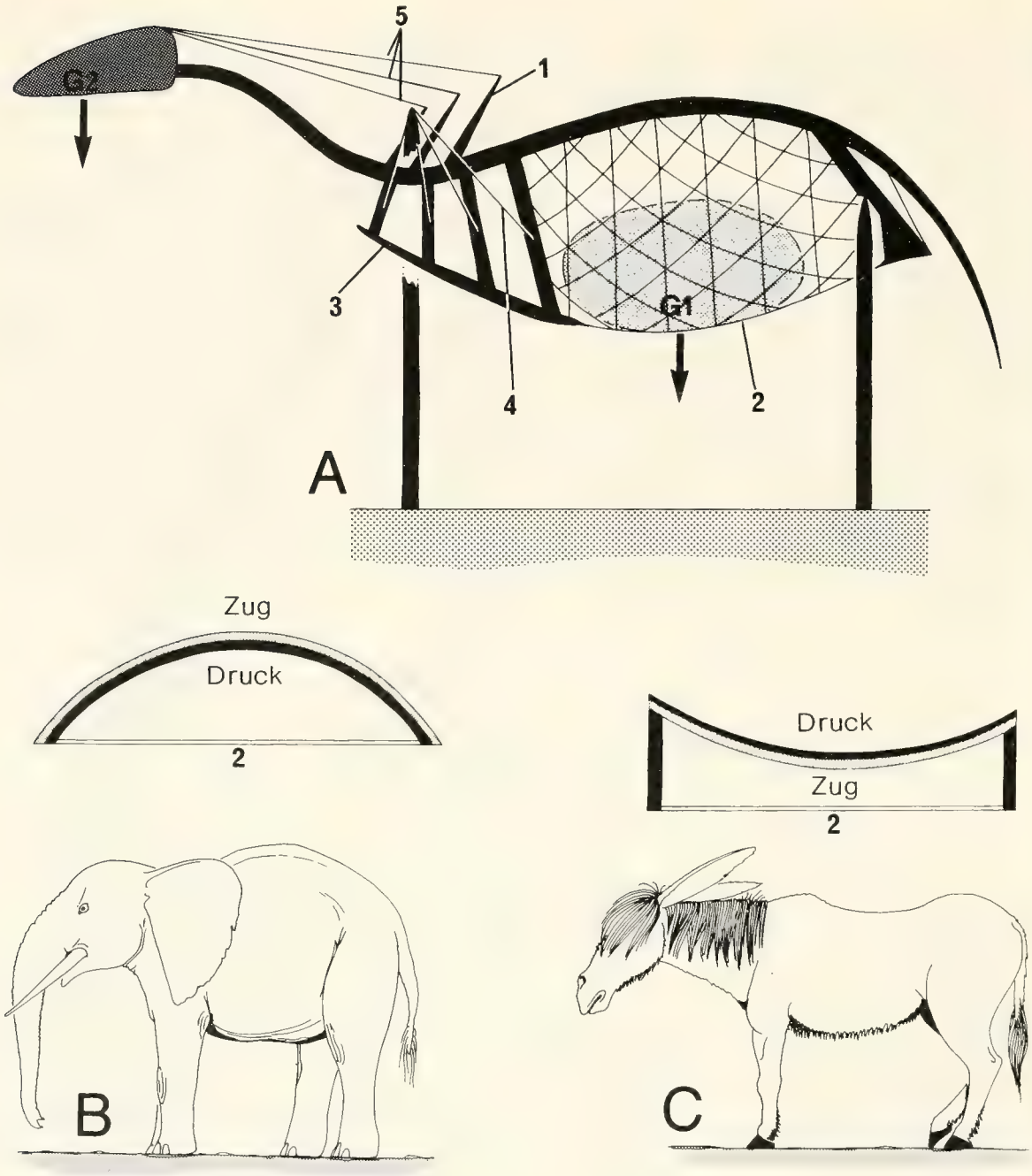


Abb. 14. Die ventral verspannte Bogenkonstruktion des Säugetierrumpfes (verändert nach KUMMER 1959).- A: Das verallgemeinerte biomechanische Modell; die Skelett-Teile sind als schwarze Balken dargestellt. Man beachte die Aufhängung von Kopf (G2) und Hals über die Nuchalligamente (5) an den verlängerten Dornfortsätzen des anterioren Thoracalbereiches (1) und die elastische Aufhängung der Schulter über dem M. serratus (4). Die Eingeweide (G1) werden über die Bauchmuskelgurte getragen (2). Der relativ stark verknöcherte Costosternalapparat (3) und das fest mit der Wirbelsäule verbundene Becken bilden Widerlager für die Bauchmuskulatur.- B: Die Sehnen-Bogen-Konstruktion am Beispiel eines Indischen Elefanten. Die Spannung der Bauchmuskulatur (2) bedingt einen Zug entlang der Dorsalseite der Wirbelsäule (gerastert).- C: Die Geigenbogen-Konstruktion am Beispiel eines Esels. Hier wird durch die Spannung der Bauchmuskulatur (2) die ventrale Seite der Wirbelsäule zugbelastet. Bei den Säugetieren ist entscheidend, daß die Wirbelsäulenspannung durch die Aktivität der Abdominalmuskulatur aufrecht erhalten wird (KUMMER 1975, 1975a). Abkürzung siehe Kapitel 2.4.; die Pfeile geben die Richtung der Schwerkraft an.

3.5.2. Die Schalenkonstruktion

Dieses Konstruktionsprinzip ist unter den rezenten Landtetrapoden z.B. bei den Landschildkröten (Testudinidae) verwirklicht (Abb. 15). Die eigentliche Tragfunktion wird von

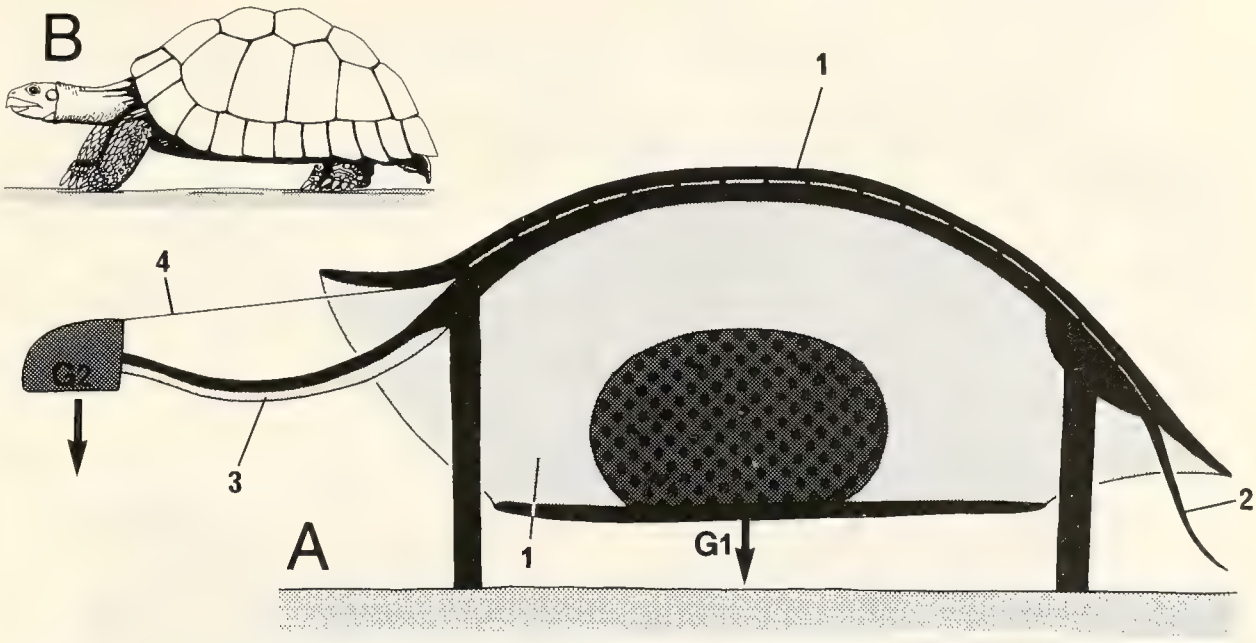


Abb. 15. Die Kuppel- oder Schalenkonstruktion der Schildkröten (A) am Beispiel von *Testudo* (B). Die Eingeweide (G1) sind von einer knöchernen Kapsel (1) umschlossen. Der Hals (3) wird über die epaxialen Halsmuskeln (4) gehalten und ist mit einem dorsalverspannten Ausleger zu vergleichen; der Schwanz (2) ist relativ kurz. Abkürzung siehe Kapitel 2.4.; die Pfeile geben die Richtung der Schwerkraft an.

dem kuppelartig gewölbten, meist unbeweglichen Carapax übernommen, mit dem die Wirbelsäule, die Rippen und das Becken verschmolzen sind. Der Schultergürtel befindet sich innerhalb der Schale (Abb. 15A). Die Schale selbst besteht aus Knochen mit einer Hornauflage. Die Hornplatten decken dabei die Suturen zwischen den Knochenplatten ab und können so durch ihre Elastizität die Knickung der Knochennähte verhindern. Das Gewicht des geschlossenen Panzers erlaubt keine hohen Fortbewegungsgeschwindigkeiten, bietet dafür aber einen effektiven Schutz gegen Beutegreifer.

3.5.3. Versteifung der Wirbelsäule durch die Modifikation der intervertebralen Gelenke

Bei diesem Konstruktionsprinzip ist - wie beim vorigen - weder die lokale Erhöhung der Processus spinosi noch die Verstärkung von Ligament- und/oder Muskelsystemen nötig, um auch bei relativ großen Tieren eine ausreichende Steifigkeit der Rumpfwirbelsäule zu erreichen. Die Großsquamaten stabilisieren ihr Tragsystem auf diese Weise.

Warane (*Varanus*; Abb. 16B) erreichen eine Länge von maximal 4,5m (MERTENS 1963), wobei allerdings fast 2/3 auf den Schwanz entfallen. Die Tiere bewegen sich im abgestemmten Spreizgang fort, d.h. die Wirbelsäule wird frei getragen, und die Processus spinosi der Tiere sind im gesamten Rumpfbereich gleich hoch. Bei der Lokomotion hängt die Waran-Wirbelsäule im Gegensatz zur Krokodilwirbelsäule jedoch zwischen den Gürteln durch oder wird horizontal getragen (GRAY 1968; Abb. 16A, B). VIRCHOW (1914a) stellte fest, daß das allzu starke Durchsacken der Waran-Wirbelsäule durch die Konstruktion der Wirbelgelenke verhindert wird. Waranwirbel sind wie Krokodilwirbel procoel, doch bei *Varanus* ist der Condylus vertebralis stark dorsoventral zusammengedrückt und leicht nach caudoventral gerichtet. Die Gelenkflächen der Processus articulares stehen fast horizontal (Abb. 16C). Bandscheiben fehlen bei dieser Konstruktion.

Wird die Waran-Wirbelsäule durch das Körpergewicht belastet, biegt sie sich nach ventral durch und die Processus articulares werden zusammengeschoben. Gleichzeitig aber verkeilt sich der flache Condylus vertebralis in seiner Gelenkfacette und blockiert dadurch

eine weitere Kippung der Wirbel gegeneinander. Dieses "Stecksystem" arbeitet so perfekt, daß VIRCHOW (1914a) aus zwölf zusammengesteckten, völlig mazerierten Waranwirbeln eine stabile Brücke bauen konnte. (VIRCHOWs Versuch läßt sich jederzeit wiederholen!)

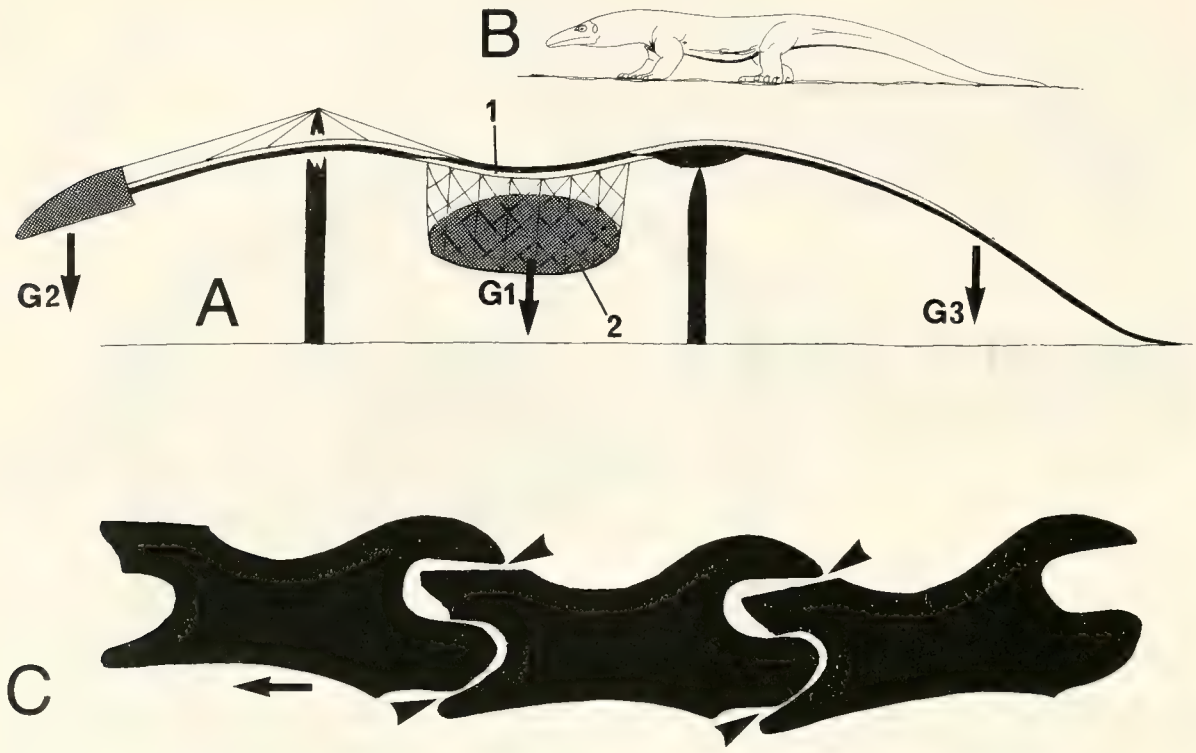


Abb. 16. Die Hängebrückenkonstruktion der Großlacertiden (A) am Beispiel von *Varanus* (B). Die Wirbelsäule (1) ist mit einem elastischen Stab vergleichbar, der jederseits der Auflagepunkte der Schwerkraft (Pfeil bei G1) folgt. Entsprechend tritt zwischen den Gürteln der Zug entlang der Ventralseite der Wirbelsäule auf, über den Gürteln entlang der Dorsalseite (helle Bereiche auf der Wirbelsäule). Hals und Kopf (G2) werden über die epaxiale Muskulatur getragen und bildet zusammen mit dem Schwanz (G3) ein Gegengewicht zur Rumpfwirbelsäule. Die Konstruktion der Wirbel von *Varanus* (C); sorgt dafür, daß sich die Wirbelgelenke bei einer Biegebelastung der Wirbelsäule, wie sie beim abgestemmten Spreizgang zu beobachten ist, ineinander verkeilen (VIRCHOW 1914a; dreieckige Pfeile). Der Pfeil in (C) weist nach cranial; Abkürzung siehe Kapitel 2.4..

Eine zweite Gruppe großwüchsiger Squamaten, die bis ca. 2,5m langen Arten der Iguanidae (Abb. 17A), stabilisieren ihre mit gleichmäßig kurzen Processus spinosi ausgestattete Wirbelsäule durch Zygosphen-Zyganthrum-Gelenke (Abb. 17B-D; VIRCHOW 1914a). Dadurch können die Tiere beim abgestemmten Spreizgang die Wirbelsäule ihrer relativ kurzen Rümpfe (etwa 1/3 der Gesamtlänge) wie Krokodile in dorsal gewölbtem Bogen tragen. Die Wirbelsäulenmechanik ist jedoch meines Wissens bisher nicht untersucht.

3.5.4. Die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion

Die morphologischen Voraussetzungen für dieses Konstruktionsprinzip der Krokodile sind auch bei zwei Gruppen rezenter Mammalia erfüllt, den Schuppentieren (Manidae) und den Gürteltieren (Dasypodidae): Ein segmentierter Rückenpanzer im Zusammenhang mit einer Wirbelsäule, bei der alle Dornfortsätze im Rumpfbereich gleichhoch sind. Inwiefern die gegliederten und daher beweglichen Panzer dieser Tiere zu diesem Konstruktionsprinzip gehören, ist noch unbekannt, da die Verbindung zwischen Panzer und Muskulatur meines Wissens noch nicht untersucht wurde.

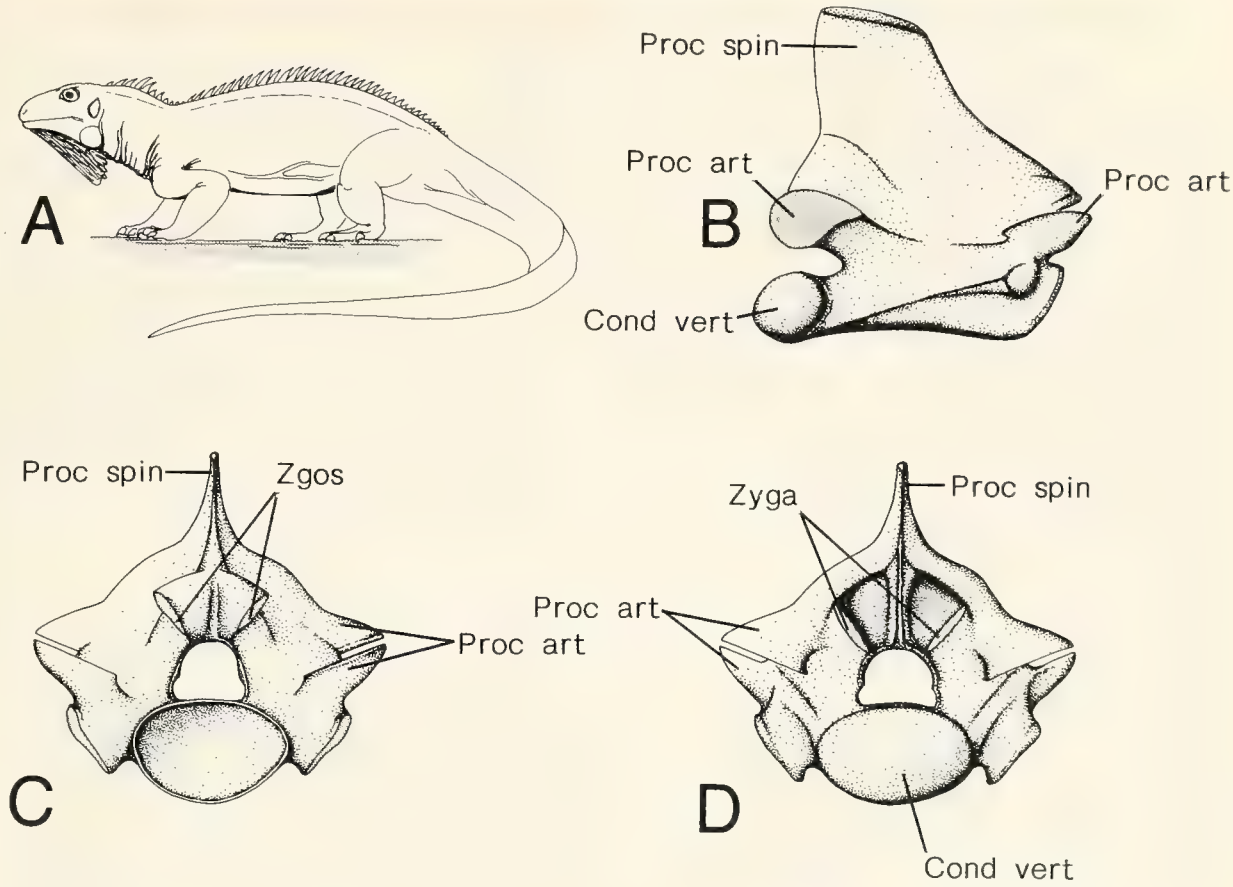


Abb. 17. Zusätzliche Wirbelgelenke zur Versteifung der Wirbelsäule bei *Iguana* (A).- B: Rumpfwirbel von lateral (Ansicht von rechts).- C: Rumpfwirbel von cranial.- D: Rumpfwirbel von caudal; leicht schematisiert gezeichnet nach Originalen. Man beachte das Zygosphen (Zgos; C) und das Zyganthrum (Zyga; D). Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

3.6. Offene Fragen

Zum Konstruktionsprinzip der Krokodile sind noch viele Fragen ungeklärt, die zum Teil durch weitere anatomische Untersuchungen beantwortet werden können:

- Wie sind die Materialeigenschaften der Bauteile der tragenden Achse, insbesondere diejenigen der Bandapparate?
- Welche Bestandteile lassen sich in den Bandapparaten der tragenden Achse histologisch nachweisen?
- Wie wird in den interosteodermalen Ligamenten der Schub aufgefangen? Schubbelastete Gewebe sind bislang unbekannt.
- Gibt es Unterschiede in der Halswirbelsäulenmechanik zwischen den Gattungen *Gavialis*, *Tomistoma*, *Crocodylus* und *Osteolaemus* mit divergierenden Altas-Axis-Rippen einerseits und *Alligator*, *Caiman*, *Melanosuchus* und *Palaeosuchus* mit parallelen Atlas-Axis-Rippen andererseits?
- Gibt es Korrelationen zwischen dem Bau der Halsmuskulatur und dem Arrangement der Nuchalosteoderme?
- Hat das Persistieren der neurozentalen Sutur Vorteile? Liegt hier möglicherweise eine Zone im Wirbel vor, die ein sehr rasches Wachstum bei voller Leistungsfähigkeit der Tiere erlaubt? Krokodile jagen bekanntlich schon kurz nach dem Schlüpfen aus dem Ei nach Beute. Bis zum Erreichen einer Größe von etwa zwei bis drei Metern werden sie von vielen Beutegreifern gejagt und müssen sich schnell in Sicherheit bringen können.
- Welche Bedeutung hatten Bau und Funktion des Paravertebralschildes in der Stammesgeschichte der Krokodile?

Dieser letzten Frage des sicher nicht vollständigen Fragenkataloges, die gleichzeitig die Frage nach dem Ursprung der rezenten Krokodile ist, möchte ich im folgenden Abschnitt dieser Arbeit nachgehen.

4. Das Tragsystem der Krokodile unter stammesgeschichtlichen Aspekten

Die Vielzahl der methodischen Ansätze, die heute zur phylogenetischen Analyse verwendet werden, macht es notwendig, die benutzte Methode zu erläutern. Dies gilt besonders dann, wenn es wie im vorliegenden Fall notwendig ist, den Fossilbericht in die Betrachtung mit einzubeziehen. Wegen ihres klaren Aufbaues und ihrer inneren Logik wurde dazu die HENNIG'sche Methode der phylogenetischen Systematik gewählt. Ich werde mit dieser Methode auch den Fossilbericht aufarbeiten, obwohl die Erkenntnismöglichkeiten bei der Untersuchung fossilen Materials stark eingeschränkt sind. Die Anwendung der HENNIG'schen Methode (HENNIG 1950) auf den Fossilbericht ist ein Arbeitsschwerpunkt der Tübinger Arbeitsgruppe "Konstruktionsmorphologie der Wirbeltiere". Sie wurde bereits von RIESS (1985, 1986, Ichthyosauria) und SCHMIDT (1987, Sauropterygia) erfolgreich verwendet. Besonders BOY (1981), REIF (1984) und RIESS (1986) beschäftigten sich ausführlich mit den theoretischen Grundlagen der konsequent phylogenetischen Analyse bei ausgestorbenen Tiergruppen und der Behandlung des Fossilberichts.

"Eine genealogische Analyse unter den einzelnen Morphospecies (Species sensu HENNIG sind im Fossilbericht höchstens im Analogieschluß erkennbar; Anm. d. Verf.) ist nur selten sinnvoll, inbesondere, wenn die Abgrenzungkriterien unsicher und die Funde fragmentarisch sind. Leichter läßt sich jedoch eine Abgrenzung auf der Ebene höherer Kategorien vornehmen. Das hat zur Folge, daß phylogenetische Systematik mit Fossilien vorwiegend auf der Ebene von Gruppen höherer Ordnung betrieben werden muß. Ein solches Vorgehen steht völlig im Einklang mit der HENNIG'schen Methode, selbst wenn es unmöglich ist, die genealogischen Beziehungen innerhalb der Gruppe zu klären ..." (RIESS 1986, S. 111).

Die Crocodilia bilden nach HENNIG (1983) diejenige rezente, monophyletische Gruppe, die zu den Vögeln im Schwestergruppenverhältnis steht. Da sich HENNIG ausschließlich mit den rezenten Krokodilen befaßt, ist für ihn eine Unterscheidung zwischen den "Crocodilia" und den "Eusuchia" nicht notwendig. Diese Gleichsetzung läßt sich aber mit der Einbeziehung des Fossilberichtes in die phylogenetische Analyse nicht mehr aufrechterhalten. Der Begriff "Eusuchia" wurde von HUXLEY (1875) geschaffen. Er umfaßt die rezenten Krokodilarten und eine große Zahl fossiler Formen, die mit zum Teil zweifelhaften Kriterien den rezenten Krokodilen beigeordnet werden. Da es mir im Rahmen dieser Arbeit unmöglich ist, diese Kriterien nach der Methode der phylogenetischen Systematik zu prüfen, beschränke ich mich darauf, das Taxon "Eusuchia" so zu fassen wie BUFFETAUT (1982), ohne jedoch zunächst die Validität dieses Taxon zu implizieren.

Die ausschließlich fossilen "nicht-eusuchen" Krokodile werden in die Protosuchia (HECHT & TARSITANO 1983) und die Mesosuchia unterteilt (MOOK 1934, COLBERT 1946, KÄLIN 1955, ROMER 1976, STEEL 1973, BUFFETAUT 1982). Während die Protosuchia im Sinne von HECHT & TARSITANO (1983) und TARSITANO (1985) aufgrund apomorpher Schädelmerkmale eine monophyletische Gruppe darstellen (*Protosuchus*, *Orthosuchus*, *Gobiosuchus*, die Notosuchidae und wahrscheinlich auch die Baurusuchidae), ist die Monophylie der "Mesosuchia" in Zweifel zu ziehen, da das Taxon bisher nur auf Symplesiomorphien basiert. Protosuchia, "Mesosuchia" und Eusuchia werden unter dem Begriff "Crocodilia" zusammengefaßt (WALKER 1970, 1972).

Im folgenden versuche ich anhand der besterhaltenen und geologisch ältesten fossilen Krokodile, die Evolution des Tragsystems der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) und der Eusuchia zu rekonstruieren und unter phylogenetischen Aspekten zu diskutieren. Eine der Grundlagen für die phylogenetische Analyse ist die im zweiten Teil der Arbeit entwickelte Hypothese zum Konstruktionsprinzip der rezenten Krokodile.

4.1. Das Tragsystem fossiler Krokodile unter funktionsmorphologischen und phylogenetischen Aspekten

4.1.1. Die Beurteilung der Merkmale des Tragsystems der Eusuchia bezüglich ihrer Bedeutung für den Grundplan der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) und der Eusuchia

Da die Konstruktion der rezenten Krokodile beim jetzigen Kenntnisstand unter den rezenten Landtetrapoden einzigartig ist, kann die Beurteilung der einzelnen Merkmale bzw. Merkmalskomplexe hinsichtlich ihres Ableitungszustandes im Grundplan der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) und Eusuchia treffender unter Hinzuziehung des Fossilberichtes erfolgen. Wie aus der biomechanischen Analyse hervorgeht, setzt sich der axiale Trage- und Lokomotionsapparat der Eusuchia aus sechzehn Elementen zusammen. Neun davon sind Hartteilmerkmale, die bei der Beurteilung des Fossilberichtes von entscheidender Bedeutung sind:

A) Wirbel procoel - mit Ausnahme des Caudalwirbels I und der posterioren Caudalwirbel (STANNIUS 1856, LYDEKKER 1888, WIEDERSHEIM 1909, MOOK 1934, STEEL 1973, ROMER 1976, HENNIG 1983):
Procoele Wirbel treten innerhalb der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) nur bei den Eusuchia und dem Atoposauriden *Terrestrisuchus* auf (STEEL 1973). Alle anderen Crocodilia besitzen amphicoele bis platycoele Wirbel, die den plesiomorphen Zustand repräsentieren. Nach VIRCHOW (1914) und TROXELL (1925) deutet die Procoelie auf eine starke mechanische Belastbarkeit der Wirbelkörper hin, da Druckkräfte, die in der Längsachse der Wirbelkörper wirken, über die große Kalottenoberfläche verteilt werden.

B) Wirbelkonstanz im Praesacralbereich (23 oder 24 Praesacralwirbel, davon neun Halswirbel; WETTSTEIN 1937-1954, STEEL 1973, ROMER 1976; FREY 1988: Kapitel 3.).
C) Posteriore Rumpfwirbel rippenfrei: Lumbalregion (STEEL 1973, ROMER 1976, CRUSH 1984; FREY 1988: Kapitel 3.2.):
Diese beiden Merkmale sind im Fossilbericht schwer zu beurteilen. Zu selten liegen die Funde so vollständig und artikuliert vor, daß die Wirbelzahl und die Größe der Lumbalregion sicher angegeben werden kann. Für alle fossilen Crocodilia, deren Hals- und Rumpfwirbelsäule vollständig überliefert ist, treffen jedoch beide Merkmale zu. Sie sind aber außerdem noch von den ursprünglicheren Paracrocodilia bekannt (vgl. WALKER 1970, CRUSH 1984). Es handelt sich also höchstwahrscheinlich um Plesiomorphien im Grundplan der Crocodilia.

D) Processus transversi im Rumpf schwertförmig und nach lateral gerichtet (HOFFMANN 1879-1882, WETTSTEIN 1937-1954, STEEL 1973, GASC 1981; FREY 1988: Kapitel 3.2.).
E) Zusammenfassung der ersten drei Halswirbel durch die erste Halsrippe zu einer funktionellen Einheit (VIRCHOW 1914, REMANE 1936; FREY 1988: Kapitel 3.1.).
F) Halsrippen überlagern sich gegenseitig und bilden akzessorische Wirbelgelenke (STANNIUS 1856, VIRCHOW 1914, WETTSTEIN 1937-1954, DEVILLERS 1954; vgl. FREY 1988: Kapitel 3.1.).
G) Thoracalrippen artikulieren ausschließlich auf Processus transversi (WETTSTEIN 1937-1954, ROMER 1976; FREY 1988: Kapitel 3.2.):
Fast alle hier aufgeführten Merkmale hängen mit der Artikulation bzw. dem Bau der Hals- und Rumpfrippen zusammen, die nach bisherigen Befunden allen Crocodilia eigen sind. Mit Ausnahme der Verknüpfung der ersten drei Halswirbel durch

die Verlängerung der ersten Halsrippe tritt die gesamte Merkmalskombination auch schon bei ursprünglicheren Paracrocodilia, den Prestosuchia und den Phytosauria auf und gehört somit ebenfalls zu den Plesiomorphien im Grundplan der Crocodilia. Diese Aussage ist jedoch nur eingeschränkt gültig, da die Rippenartikulation der fossilen Archosaurier bisher noch nicht nach der HENNIG'schen Methode gewertet wurde. Die Verlängerung der ersten Halsrippe zum caudalen Ende der dritten dagegen ist mir bisher nur von den Eusuchia bekannt, doch fehlen auch hier noch Untersuchungen am Fossilmaterial. Bei den Eusuchia scheint das Merkmal mit der Reduktion des Cervicalschildes verbunden zu sein. Funktionell steht die Verstärkung des Halsrippenapparates sehr wahrscheinlich ebenfalls mit Reduktionen des Cervicalschildes im Zusammenhang.

H) Erstes Sacralrippenpaar am Gelenk zum Rumpfwirbel XV beteiligt; Becken funktionell dreiteilig (FREY 1988: Kapitel 3.4.):

Wenn man den anatomischen Angaben von STEEL (1973), ROMER (1976) und anderen Autoren Glauben schenkt, so beschränkt sich dieses Merkmal auf die Eusuchia. Ich werte es daher vorläufig als Autapomorphie der Gruppe. Das Merkmal wurde zwar bereits von BRÜHL (1862) abgebildet, doch liegt bis heute keine funktionelle Erklärung vor.

I) Paravertebralschild besteht aus intervertebralen Osteodermen-Querreihen (Wirtel) und bildet zusammen mit der Rumpfwirbelsäule und der epaxialen Muskulatur eine funktionelle Einheit (selbsttragende Doppel-T-Konstruktion; vgl. FREY 1988: Kapitel 5.; vorliegende Arbeit: Kapitel 3.):

Hautossifikationen sind bei den Archosauriern sensu ROMER (1966) weit verbreitet. Selbst bei hinsichtlich des Schädelbaues so ursprünglichen Archosauriern wie *Euparkeria* sind sie überliefert. Die Gestalt der Osteoderme, ebenso die Form der aus ihnen zusammengesetzten Panzer ist jedoch äußerst variabel. Unter der Annahme, daß die Panzerung von *Euparkeria* ebenso ursprünglich gebaut ist wie der Schädel des Tieres, besteht ein ursprünglicher Archosaurier-Rückenpanzer aus zwei schmalen parasagittalen Osteodermen-Längsreihen, deren Osteoderme in einer intervertebralen Position stehen (vgl. CAMP 1930, HOFFSTETTER 1955, WALKER 1968, KREBS 1976, WESTPHAL 1970, 1976).

Bei drei eindeutig monophyletischen Archosauriergruppen wurde dieser ursprüngliche schmale zweireihige Panzer verändert: Bei den Phytosauria, den Aetosauria und den Crocodilia. Bei allen drei Gruppen sind die parasagittalen dorsalen Osteodermen-Reihen deutlich verbreitert. Die Vermutung liegt nahe, daß die selbsttragende Doppel-T-Konstruktion als Stützeinrichtung für den Rumpf zumindest bei diesen Gruppen vorhanden war, und vieles spricht dafür, daß der biseriale Rückenpanzer der ursprünglichen Archosaurier als zusätzliche Stabilisierungseinrichtung der Wirbelsäule im Zusammenhang mit einer immer stärker kursorischen Lebensweise entstanden ist. Schon bei den Pseudosuchiern, einer vierten Archosauriergruppe, deren Monophylie noch nicht eindeutig geklärt ist, entwickelte sich jedoch unter Beibehaltung der Biserialität des Paravertebralschildes eine eigentümliche Modifikation der Osteodermen-Gelenkung: ein Zapfengelenk (Abb. 18; KREBS 1976). Auch bei den geologisch ältesten Crocodilia, den Protosuchia, und den jurassischen "Mesosuchia", ist ein solches Zapfengelenk deutlich ausgeprägt (COLBERT & MOOK 1951, NASH 1968, STEEL 1973). Der Gelenkzapfen der Protosuchia und der "Mesosuchia" ist ein nach cranial gerichteter Processus nahe der anterolateralen Ecke der Paravertebralschild-Osteoderme, der in eine entsprechende Grube des nächst anterior gelegenen Osteoderms greift (vgl. Abb. 20B, 25B). Der Gelenkzapfen ist morphologisch gesehen die craniale Verlängerung eines Kiels auf der Osteoderm- Oberfläche. Daß diese Verzahnung der Osteoderme schon bei einigen Pseudosuchia vorhanden ist (Abb. 18), deutet darauf hin, daß diese Modifikation ein plesiomorphes Merkmal im Grundplan der Crocodilia ist. Wie jedoch die Osteoderme der geologisch ältesten Crocodilia, *Protosuchus* (Abb. 20) und *Steneosaurus* (Abb. 25), vermuten lassen, besaß der Grundplanvertreter der Crocodilia Osteoderme, deren Fläche medial des Kiels und des Gelenkzapfens im Vergleich zu den Verhältnis-

sen bei den Pseudosuchiern stark verbreitert war. Der Paravertebralschild der Eusuchia hingegen besteht aus vier Längsreihen, d.h. er ist tetraserial und besitzt keine Spur von Gelenkzapfen. Der Paravertebralschild von *Protosuchus* und *Steneosaurus* und seine Funktion im Tragsystem dieser beiden fossilen Krokodile wird im Kapitel 4.1.2. näher untersucht. Daher unterbleibt die Wertung der Merkmale an dieser Stelle.

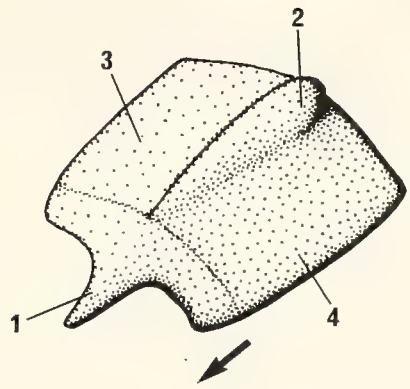


Abb. 18. *Ticinosuchus ferox* Krebs 1976 (Pseudosuchia); Osteoderm aus dem Rumpfbereich, linke Seite (schematisch nach KREBS 1976 rekonstruiert). Man beachte den nach cranial gerichteten Gelenkzapfen (1) in Verlängerung des Kiels (2). Die Osteodermflächen medial (3) und lateral (4) des Kiels sind fast gleich groß. Der Pfeil weist nach cranial.

Die folgenden Merkmale des Tragsystems sind Weichteilmerkmale. Da diese Merkmale fossil nicht oder nur selten überliefert sind, haben sie für eine genealogische Analyse, die Fossilien berücksichtigt, normalerweise keine Bedeutung. Wenn sie jedoch zu einem erkennbaren Funktionskomplex gehören, können sie mit Hilfe der Hartteile rekonstruiert werden, allerdings stets unter der Annahme, daß sich bestimmte Konstruktionsprinzipien innerhalb einer Tiergruppe nicht grundsätzlich und nicht sprunghaft ändern.

J) Aufhängung der Thorakalrippen über die Myosepta des M. iliocostalis am Paravertebralschild (vgl. FREY 1988: Kapitel 6.7.3.).

K) Aufhängung der Rumpfwandmuskulatur über die Fascia lumbodorsalis am Paravertebralschild (vgl. FREY 1988: Kapitel 6.8.).

L) Insertion der epaxialen Muskulatur an den Gürtelligamenten des Paravertebralschildes (vgl. FREY 1988: Kapitel 6.7.):

Wenn ein Paravertebralschild vorhanden ist und die Thoracalrippen ausschließlich auf den Transversalfortsätzen gelenken, ist unter der Annahme einer selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion die Aufhängung der Rippen über die Myosepten am Paravertebralschild sehr wahrscheinlich, insbesondere dann, wenn die Tiere kursorisch sind. Ist gleichzeitig ein ausgeprägter Bauchrippenkorb vorhanden oder gar ein dermaler Bauchpanzer, so ist auch die Aufhängung des Gastralapparates über Muskulatur der Rumpfwand und die Fascia lumbodorsalis am Paravertebralschild anzunehmen. Da beide Merkmalskombination für mehrere Archosauriergruppen außerhalb der Crocodilia zutreffen, gehört die Rippenaufhängung vermutlich zu den Plesiomporphien im Grundplan der Crocodilia (vgl. Abb. 22, 26). Die Beurteilung des Merkmals (L) für Archosaurier außerhalb der Crocodilia ist problematisch, da die Funktion der Rückenpanzer bei vielen Gruppen noch nicht geklärt ist. Für die Crocodilia jedoch nehme ich die Insertion der epaxialen Muskulatur zumindest des Rumpfes am Paravertebralschild an, da dies für die Stabilität der Gesamtkonstruktion eine notwendige Bedingung ist. Da breite Rückenpanzer auch bei anderen fossilen Archosauriern vorkommen, die möglicherweise ebenfalls über eine Verspannung durch die epaxiale Muskulatur in das Tragsystem des Rumpfes integriert waren, dürfte es sich daher bei diesem Merkmal ebenfalls um eine Plesiomorphie im Grundplan der Crocodilia handeln.

Über die folgenden Merkmale lassen sich momentan noch keine Aussagen machen:

M) Vorhandensein des M. tendinoarticularis (VALLOIS 1922, GASC 1981; FREY 1988: Kapitel 6.7.1.4.).
N) Disci intervertebrales, bestehend aus Meniscus und Faserring (VIRCHOW 1914, WETTSTEIN 1937-1954).
O) M. serratus-Komplex gefiedert (FÜRBRINGER 1876, 1900, HOFFMANN 1890; FREY 1988: Kapitel 6.6.2.).
P) Ursprung des M. dorsohumeralis am Paravertebralschild (FREY 1988: Kapitel 6.5.).

4.1.2. Die Tragsysteme von *Protosuchus* und *Steneosaurus*

Die Tragsysteme von *Protosuchus richardsoni* Brown 1934 (er ist der am besten erhaltene Protosuchier) und *Steneosaurus bollensis* Jäger 1828 (er ist einer der am besten erhaltenen Teleosauriden) vereinigen alle für Eusuchier gefundene Hartteilmerkmale einer selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion in sich (siehe oben): Die Processus spinosi sind im gesamten Rumpfbereich gleichhoch, die Thoracalrippen artikulieren mit Capitulum und Tuberculum an den horizontal stehenden Processus transversi und die Osteoderme befinden sich in intervertebraler Position. Da bei beiden fossilen Morphospecies die neurozentrale Sutur erhalten ist, können für das Achsenskelett der Tiere grundsätzlich dieselben Kraftübertragungsmechanismen - auch bezüglich der Rippenaufhängung und der Anheftung der Rumpfwandmuskulatur am Paravertebralschild - angenommen werden, wie sie für die rezenten Krokodile vermutet werden (vgl. Abb. 7, 22, 23). Sowohl bei *Protosuchus* als auch bei *Steneosaurus* war demnach dasselbe Konstruktionsprinzip realisiert wie bei den Eusuchia (Kapitel 3.5.). Es liegen bei den beiden fossilen Formen jedoch andere Spezialisierungen vor, die ich im folgenden erörtern möchte.

4.1.2.1. Das Tragsystem von *Protosuchus*

Protosuchus richardsoni Brown 1934 stammt aus dem Trias-Jura-Übergangsbereich von Arizona (Nordamerika). Das Tier war ein terrestrisches Krokodil (KERMACK 1956, WALKER 1970; Abb. 23). Dies geht nicht nur aus dem ariden Klima hervor, in dem die Tiere fossilisiert wurden, sondern auch aus dem Körperbau: Im Gegensatz zu den Eusuchia ist die Schnauze von *Protosuchus* lateral zusammengedrückt; Orbitae und Nares befinden sich lateral am Schädel. Im Verhältnis zum Rumpf sind die Extremitäten länger und schlanker gebaut als bei den Eusuchia (COLBERT & MOOK 1951). Für eine ausschließlich terrestrische, ja kursorische Lebensweise, wie sie für *Protosuchus* angenommen werden kann, ist eine andere Konstruktion des Körperstammes zu erwarten, als bei den semiaquatisch lebenden Eusuchia.

Während - wie oben bereits angesprochen - die Charakteristika der Doppel-T-Konstruktion an Wirbelsäule und Rippenartikulation sich nicht grundsätzlich von denen der Eusuchia unterscheiden, erscheint der Paravertebralschild stark verändert. Er beginnt mit einem sehr schmalen Osteodermenpaar unmittelbar am Hinterhaupt. Die Breite des Paravertebralschildes nimmt bis zum vierten Osteodermenpaar rasch zu. In der Lumbalregion erreicht der Paravertebralschild seine maximale Breite. Zur Schwanzspitze hin verschmälert sich der Paravertebralschild gleichmäßig. Der Paravertebralschild von *Protosuchus* ist also in allen Körperbereichen - bis auf die unterschiedliche Breite der Osteodermenwirtel - völlig gleichförmig gebaut (Abb. 19; COLBERT & MOOK 1951).

Die einzelnen Osteoderme des Paravertebralschildes sind im Rumpfbereich etwa doppelt so breit wie lang (Abb. 20A, B). Dieses Streckungsverhältnis ändert sich im Hals- und Schwanzbereich zugunsten der Länge. Die einzelnen Paare liegen nicht

wie bei den Eusuchia in der Horizontalebene, sondern sind dachförmig gegeneinander geneigt. Die beiden Osteoderme eines Wirtels bilden so einen Winkel von etwa 150°-160° gegeneinander (Abb. 20C).

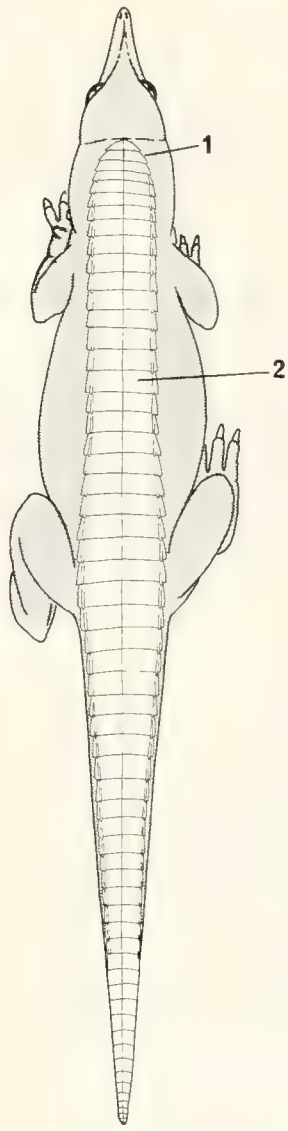


Abb. 19. *Protosuchus richardsoni*; Rekonstruktion des laufenden Tieres in Dorsalansicht um die Form des Paravertebralschildes zu zeigen (schematisch nach COLBERT & MOOK 1951); man beachte die Ausdehnung des Paravertebralschildes (2) vom Hinterhaupt bis zur Schwanzspitze, die gleichmäßige Segmentierung, die mit der Wirbelzahl im Verhältnis 1:1 korreliert ist und die weit lateral liegenden Kiele der einzelnen Osteoderme. Wie aus der Verschmälerung des Paravertebralschildes (1) von der Halsmitte zum Hinterhaupt hin zu schließen ist, liegt hier eine Zone erhöhter Beweglichkeit. Bis zur Schwanzbasis ist der Paravertebralschild ansonsten fast parallelseitig. Nur über Lende und Becken ist eine leichte Verbreiterung zu erkennen.

Die Oberfläche der Osteoderme erscheint fein ziseliert mit kleinen Grübchen und Rinnen. Auf der Gelenkfläche fehlt die Skulptur (Abb. 20A). Nahe dem lateralen Rand weist jedes Osteoderm, mit Ausnahme derjenigen der cranialen Wirtel, einen deutlichen Kiel auf, der an der Kante des von cranial her überlappenden Osteodermen endet (Abb. 20A, 21A; COLBERT & MOOK 1951). In Verlängerung des Kieles befindet sich am cranialen Rand der Osteoderme der Gelenkzapfen, der in eine entsprechende Grube auf der Innenfläche des überlappenden Osteoderms greift (Abb. 20C). Lateral des Kieles und des Gelenkzapfens biegen die Osteoderme steil nach ventral um und bilden so eine kleine vertikal stehende Fläche (Abb. 20C, 21A, 22).

Die Morphologie des Paravertebralschild-Typs von *Protosuchus* limitiert die laterale Beweglichkeit des Rumpfes beträchtlich: Nicht nur die Kiele, sondern auch die Gelenkzapfen verhindern eine Überschiebung der lateralen Osteoderm-Areale.

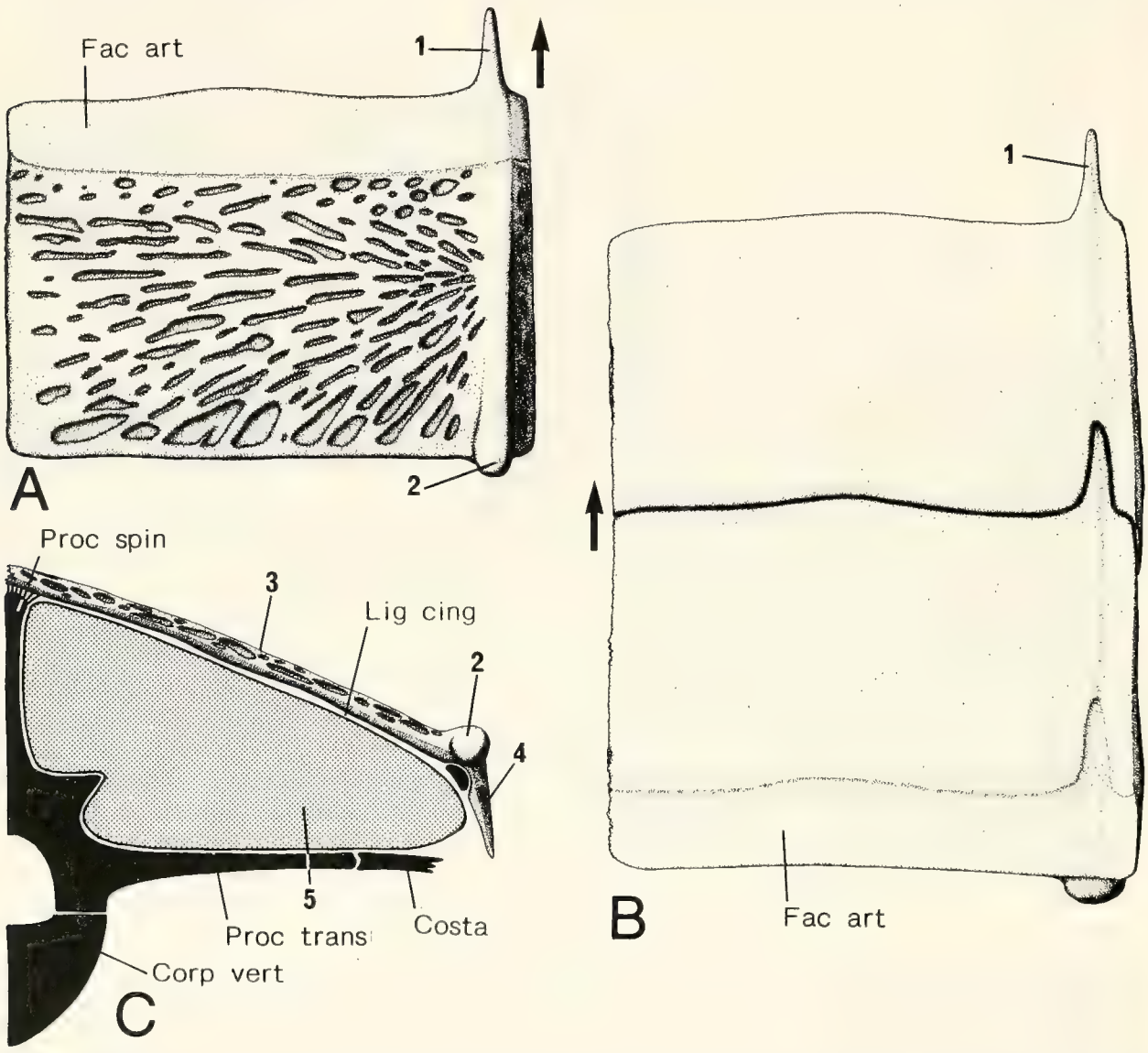


Abb. 20. *Protosuchus richardsoni*; Osteoderme aus dem thoracalen Abschnitt des Paravertebralschildes; rechtes Osteoderm von dorsal (A; Pfeil weist nach cranial), zwei artikulierte linke Osteoderme von ventral (B; Pfeil weist nach cranial) und rechtes Osteoderm von caudal mit Bezug zur Wirbelsäule (C). Man beachte den nach cranial weisenden Gelenkfortsatz (1) und den Kiel (2), der das Osteoderm in zwei sehr ungleich große Teile teilt (A, C); der mediale Teil (3) ist wesentlich größer als der laterale (4), der stark nach ventral abgewinkelt ist (C). Die Ausdehnung der epaxialen Muskelmasse im Querschnitt (5) ist in (C) rekonstruiert. In (B) ist die interosteodermale Gelenkung dargestellt. Der Gelenkzapfen liegt genau in der Knickung und blockiert daher laterale Bewegungen der Wirtel gegeneinander weitgehend. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Durch die Abwinkelung des lateralen Osteodermen-Areals ist ein seitliches Herausgleiten des Gelenkzapfens, wie es bei lateralen Rumpfbewegungen zu postulieren wäre, nicht möglich. Sehr viel mehr Bewegungsfreiheit besaß der Rumpf von *Protosuchus* in der Vertikalebene. Das Auseinanderweichen der medialen Osteodermen-Bereiche bei Ventralflexionen der Rumpfwirbelsäule (wie sie z.B. beim Galopp zu erwarten ist) ist nicht behindert (Abb. 21A, B). Infolge der Neigung der Osteoderme eines Wirtels gegeneinander sind die interosteodermalen Zapfengelenke auf die Ebene der Zygapophysen-Gelenke verlagert (Abb. 20C, 21, 22). Sie wirken daher bei solchen Bewegungen der Wirbelsäule als Drehpunkte (Abb. 21B).

Die Kiele haben vermutlich die Aufgabe, ein Zusammenschieben der Osteoderme bei starken Ventralflexionen zu verhindern (Abb. 21B).

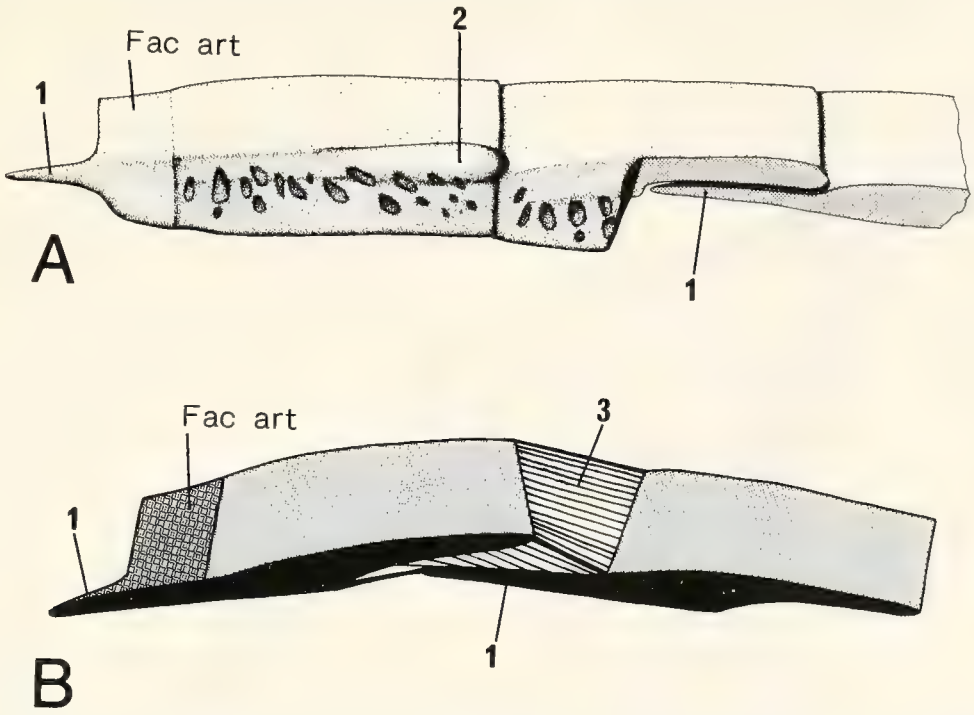


Abb. 21. *Protosuchus richardsoni*.- A: Drei artikulierte Osteoderme aus der linken Seite des Paravertebralschildes in Lateralansicht (das am weitesten caudal gelegene ist nur halb gezeichnet); die beiden posterioren sind zum Teil längsgeschnitten (gerasterte Fläche), um die Position des Gelenkzapfens (1) im interosteodermalen Gelenk darzustellen. Der Schnitt verläuft in Längsrichtung durch den Kiel (2).- B: Zwei artikulierte Osteoderme in Lateralansicht und durch den Kiel längsgeschnitten (schematisch). Das interosteodermale Ligament ist eingezeichnet (3). Der Gelenkzapfen (1) wirkt als Drehpunkt. Man beachte, wie bei einer Flexion in der Vertikalen die proximalen Ligamentbereiche stärker gespannt werden als die distalen. Das interosteodermale Ligament diente bei vertikalen Rumpfbeugungen vermutlich als elastischer Energiespeicher. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Die ventral der Zapfengelenke liegenden vertikalen Osteodermen- Areale können sich bei vertikalen Rumpfbewegungen ohne weiteres überschieben und blockieren dabei gleichzeitig laterale Verschiebungen der Osteodermenwirtel gegeneinander. Dies sorgt für eine zusätzliche Stabilisierung gegen Torsion und laterale Biegungen.

In Analogie zu den rezenten Krokodilen wird angenommen, daß die Osteoderme des Paravertebralschildes durch einen elastischen interosteodermalen Bandapparat miteinander verbunden waren. Das dermale Stützsystem des Rumpfes diente daher höchstwahrscheinlich auch bei *Protosuchus* als Energiespeicher: Bei maximaler Ventralflexion wurde das interosteodermale Bindegewebe besonders in den proximalen Abschnitten des Paravertebralschildes gespannt und konnte dann die Streckung des Rumpfes elastisch induzieren (Abb. 21B). Der Gastralpanzer, der aus kleinen, rechteckigen Osteodermen zusammengesetzt ist, wurde bei den vertikalen Rumpfbewegungen ebenfalls verformt und stellte möglicherweise ein zusätzliches energiespeicherndes Element im Rumpf von *Protosuchus* dar.

Der Schwanz von *Protosuchus* war wie derjenige vieler Aetosaurier vollständig gepanzert (COLBERT & MOOK 1951; Abb. 23). Die Osteoderme des caudalen Paravertebralschildes unterscheiden sich außer in der Breite in nichts von denen des Rumpfes, d.h. sie blockieren ebenfalls die laterale Beweglichkeit der Wirbelsäule. Die rechteckigen Osteoderme der lateralen und ventralen Hautareale im Schwanz erreichen den lateralen Rand des Paravertebralschildes (COLBERT & MOOK 1951) und bilden so ein knöchernes Futteral, das die Beweglichkeit des Schwanzes auf ein Minimum reduziert haben muß. Der Schwanz diente daher höchstwahr-

scheinlich als Balancestange bei schneller Lokomotion (Abb. 23) und als Gegengewicht zum Rumpf bei der langsamen. Modifikationen im Bau der epaxialen Muskulatur des Schwanzwurzelbereiches, wie sie bei den meisten rezenten Eusuchia vorkommen, sind wegen des homogenen Baues des Paravertebralschildes bei *Protosu-*

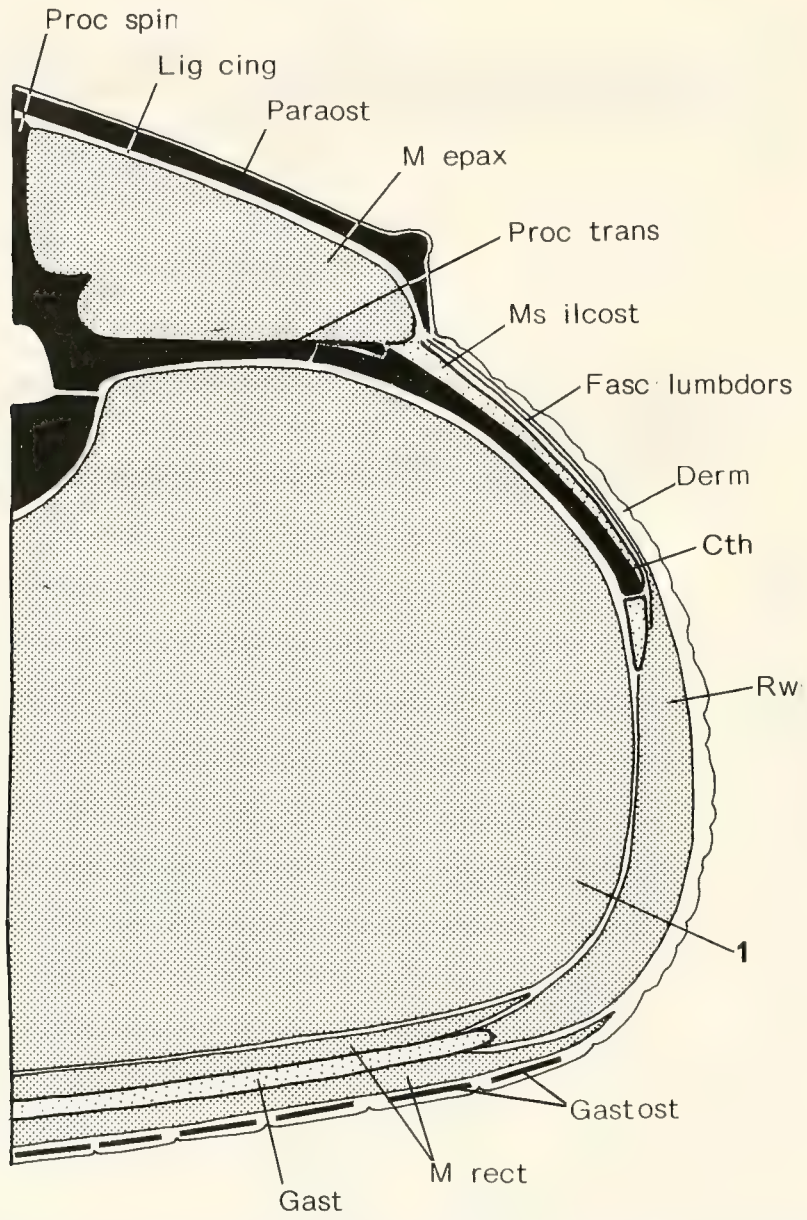


Abb. 22. *Protosuchus richardsoni*; schematischer Querschnitt durch die Lumbalregion (Rekonstruktion in Analogie zu den Verhältnissen bei den Eusuchia, Abb. 7), um die Doppel-T-Konstruktion zu erläutern. Die knöchernen Bauteile sind schwarz gezeichnet, die Eingeweide sind mit (1) bezeichnet. Durch die dachförmige Stellung der contralateralen Osteoderme gegeneinander und deren Abknickung nach ventral wird die Biegebelastung auf die Paravertebralschild-Elemente verringert und die Fläche des M. iliocostalis-Myoseptum wird sehr klein. Der Kiel verstärkt den biegebelasteten Winkel des Osteoderms. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

chus nicht anzunehmen. Dieser homogene Bau des caudalen Paravertebralschildes zusammen mit den gleich hohen Dornfortsätzen legt die Vermutung nahe, daß bei *Protosuchus* auch der Schwanz nach dem Prinzip der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion versteift wurde (Abb. 22), d.h. alle epaxialen Muskelsysteme konnten als Schwanz-Elevatoren fungieren. Darum nehme ich an, daß *Protosuchus* den Schwanz völlig frei über dem Boden trug. Es ist wahrscheinlich, daß *Protosuchus* zu einer schnellen bipeden Fortbewegungsweise fähig war, weil besonders dann eine gut kontrollierbare Balancestange von Vorteil ist (Abb. 23).

Auch im Hals von *Protosuchus* sind die Charakteristika der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion an den Hartteilen erkennbar: Alle Dornfortsätze sind gleich hoch, und der Paravertebralschild besteht aus segmentalen intervertebralen Wirteln (vgl Abb. 19). Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß bei *Protosuchus* der Halsbereich ähnlich dem Rumpf nach dem Prinzip der selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion stabilisiert war. Damit ist eine Unterspannung der Halswirbelsäule durch stark überlappende Halsrippen weniger wichtig als bei der Halskonstruktion der Eusuchia. Zwar wird bei *Protosuchus* die neurozentrale Sutur durch die Capitula und Tubercula der Halsrippen überbrückt, wie dies auch bei den Eusuchia der Fall ist (siehe Kapitel 3.3. und 3.4.), doch sind die Halsrippen von *Protosuchus* insgesamt schwächer gebaut als die der Eusuchia. Der Processus cranialis ist kurz. Die intercostalen Gelenkflächen sind klein; sie mußten wenig Kraft übertragen. Nur im Bereich der ersten drei Halswirbel, wo der Paravertebralschild wegen der Beweglichkeit der Wirbelsäule an dieser Stelle reduziert ist, bilden die Halsrippen deutlich größere intercostale Gelenke als im übrigen Halsbereich, wenn auch nicht in dem Maße wie bei den Eusuchia: Die Rippe des Atlas erreicht nicht das caudale Ende der dritten Halsrippe, sondern nur das craniale (COLBERT & MOOK 1951). Bereits ab Halswirbel VII sind die Processus craniales reduziert und damit auch die Intercostalgelenke. Auch dies macht wahrscheinlich, daß die dorsale Verspannung mit Paravertebralschild und epaxialer Muskulatur im Hals von *Protosuchus* dominierte.

Die gleichförmige Verlängerung des thoracalen Paravertebralschildes zum Hinterhaupt legt einen segmentalen Bau des M. transversospinalis capitis nahe (vgl. hierzu FREY 1988: Kapitel 6.1.1.). Gleichzeitig ist eine feste Verbindung des Muskels zu den cervicalen Osteodermen und die cervicale Fortsetzung der medialen Sehnen-Muskel-Systeme vom Rumpf aus anzunehmen, da sonst das von den Hartteilen her zu postulierende Doppel-T-Träger-System nicht funktionsfähig wäre. Der kontinuierliche Übergang vom thoracalen in den cervicalen Teil des Paravertebralschildes bedeutet, daß der Hals in seinem Ansatz nicht nach lateral gebogen werden konnte. Die bewegliche Zone des Halses befand sich im Bereich der ersten drei Osteodermen-Wirtel. Sie sind erstens schmaler als die anderen und zweitens fehlen ihnen die Kiele, was die Überschiebung der einzelnen Osteoderme erlaubt (vgl. Abb. 19).

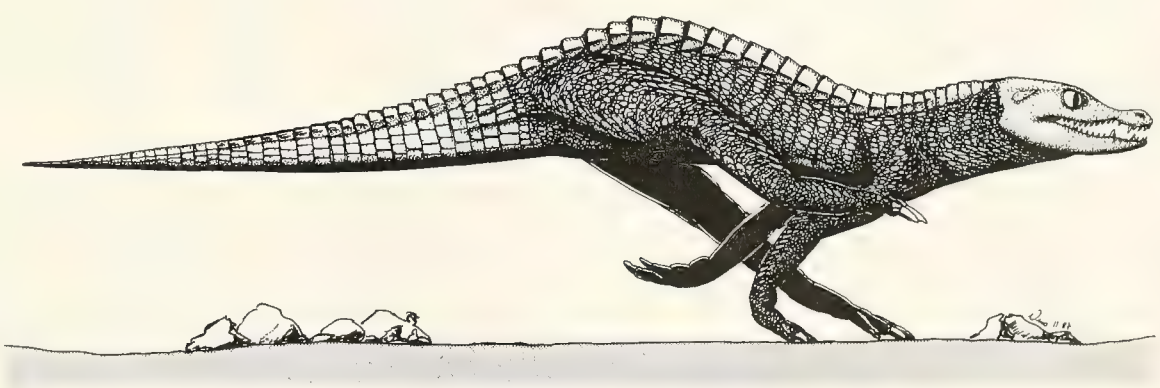


Abb. 23. *Protosuchus richardsoni*; Rekonstruktion des Tieres in vollem Galopp. Der rundum gepanzerte Schwanz wird als Balancestange frei nach hinten gestreckt.

Aus der Konstruktion des Tragsystems läßt sich ableiten, daß *Protosuchus* schnelle Lokomotionsweisen wie den Galopp oder das bipede Rennen nicht nur im Notfall zur Flucht einsetzte, sondern auch zur Jagd (Abb. 23). Die Gesamtkonstruktion des Tieres macht eine ausdauernde Hetzjagd unwahrscheinlich; ich nehme an, daß die Beutetiere vielmehr beschlichen und nach kurzem Sprint angesprungen und überwältigt wurden. Der Sprint mußte jedoch relativ geradlinig gewesen sein, weil die Biegesteifigkeit von Hals, Rumpf und Schwanz in der Horizontalebene schnelle Kurven- und Wendemanöver nicht zuließ. Dieser systembedingte Mangel an Manövrierfähigkeit führte jedoch dazu, daß beim Stemmgang wie beim Galopp die muskuläre Kontrolle des Körperstammes zugunsten einer passiven elastischen auf ein

Minimum reduziert werden konnte. Das geologisch älteste bekannte Krokodil besaß also aufgrund seiner spezialisierten kursorischen Lebensweise ein Tragsystem, das bereits gegenüber dem Grundplan der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia) verändert war.

4.1.2.2. Das Tragsystem von *Steneosaurus*

Steneosaurus bollensis Jäger 1828 hielt sich die meiste Zeit seines Lebens im offenen Meer auf. Die Tiere sind von vollständigen Skeletten bekannt, bei denen der Paravertebralschild - wie bei *Protosuchus* - in situ überliefert ist. Die etwa 3-5m messenden Tiere lebten während des gesamten Jura. Die schönsten und vollständigsten Stücke stammen aus dem deutschen und englischen Lias.

Das im Verhältnis zur Gesamtlänge des Schädels extrem lange Rostrum (Abb. 24) mit den vielen gleichförmigen Zähnen zeigt auf den ersten Blick den Fisch- bzw. Tintenfischjäger. Die Vorderextremitäten sind im Vergleich zu anderen Krokodilen deutlich verkürzt, während bei den Hinterextremitäten nur das Crus in der Länge relativ zum Femur etwas reduziert ist, auch das ein Zeichen der hochgradig pelagischen Lebensweise. Aus der Annahme heraus, daß die Steneosaurier ihre Eier an Land ablegen mußten, taugten die Extremitäten der Tiere mindestens auf kurzen Strecken zur terrestrischen Lokomotion. Vermutlich suchten die Tiere das Land nur zur Eiablage auf. Der eigentliche Lebensraum der Tiere war das Schelfmeer der Tethys. *Steneosaurus* gehört damit zu den geologisch ältesten bekannten aquatischen Krokodilen.

Analog zu den Eusuchia ist auch für *Steneosaurus* eine schwimmende Fortbewegungsweise durch laterale Undulationsbewegungen des Körpers anzunehmen, d.h. der Paravertebralschild mußte diese bei *Protosuchus* unterdrückte Bewegung zulassen (Abb. 24). Entsprechend anders sind die Anforderungen an das Tragsystem der Körperachse. Der Bau der Wirbelsäule und der Rippenartikulationen unterscheidet sich nur geringfügig von *Protosuchus*: Die Wirbelkörper sind amphicoel bzw. biplan. Der biseriale Paravertebralschild von *Steneosaurus bollensis* hingegen ist im Vergleich zu demjenigen von *Protosuchus* reduziert: Er beginnt ganz schmal am Hinterhaupt (Abb. 24). Seine Breite nimmt dann rasch und kontinuierlich zu, bis der Schild im Bereich der ersten beiden Thoracalwirbel seine maximale Breite erreicht hat (Abb. 24). Im weiteren Verlauf nach caudal verschmälert sich der Paravertebralschild gleichmäßig, erreicht jedoch nicht die Schwanzspitze, sondern endet etwa bei Schwanzwirbel XX.

Die grubig skulpturierten Osteoderme des Paravertebralschildes in der Hals- und Rumpfregion sind schwach gewölbt, und die contralateralen Platten sind in ihrer sagittalen Sutur nicht dachförmig gegeneinander abgewinkelt (Abb. 25C, 26). Die Kiele im Rumpfbereich sind niedrig und flachen in Richtung auf die Gelenkfläche der Osteoderme aus. Sie teilen die Osteoderme im Prothoracalbereich - ähnlich wie bei *Protosuchus* - der Länge nach in einen größeren medialen und einen kleineren lateralen Teil. Der Osteodermenbereich medial des Kieles liegt jedoch horizontal, und das laterale Osteodermen-Areal ist nur ganz schwach nach ventrolateral umgebogen (Abb. 25C, 26). Bei der Breitenreduktion der Osteodermenwirtel wird der laterale Osteodermen-Teil schneller reduziert als der mediale. Da der Gelenkzapfen auch bei *Steneosaurus* die craniale Verlängerung des Kieles darstellt, liegen die Zapfengelenke deutlich dorsal der Zygapopysen-Gelenke (Abb. 25C, 26). Die Gelenkzapfen der Rumpf-Osteoderme sind flach und relativ breit und greifen in eine sehr weite, wenig distinkte Aussparung auf der Ventralfläche des nächst anterior gelegenen Osteoderms (Abb. 25B). Wegen der auch bei *Steneosaurus* vorhandenen Korrelation von Kiel und Gelenkzapfen nehme ich an, daß diese Strukturen jenen von *Protosuchus* homolog sind. Die intervertebrale Anordnung des Paravertebralschildes, die Höhenkonstanz der Dornfortsätze, die Gestalt der Transversalfortsätze sowie die Art der Rippengelenkung belegen, daß auch bei *Steneosaurus* eine Doppel-T-Konstruktion vorliegt (Abb. 26), dessen dermales Element jedoch anders gestaltet ist als das von *Protosuchus*

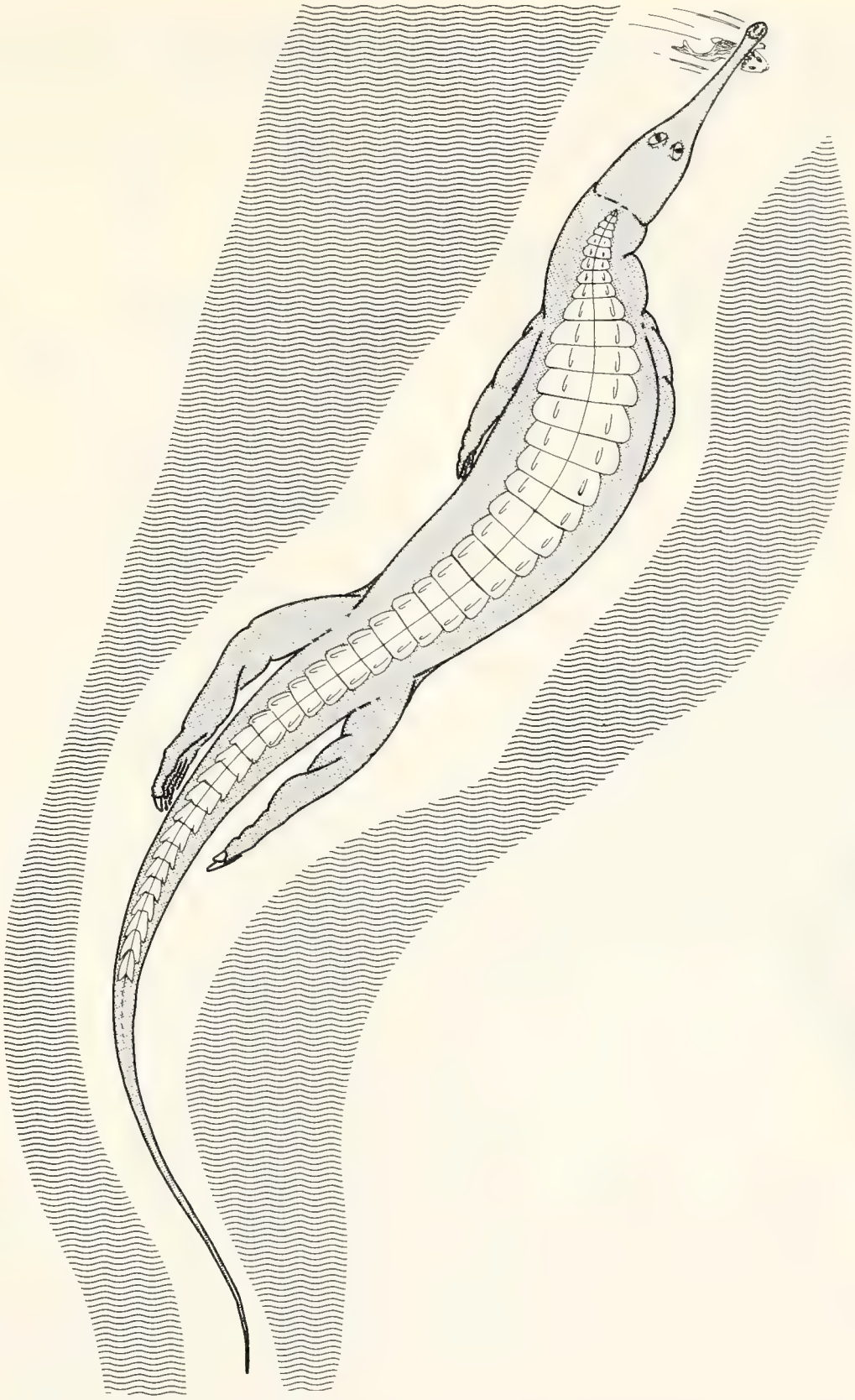


Abb. 24. *Steneosaurus bollensis*. Die Rekonstruktion zeigt das schlängelschwimmende Tier von dorsal, um die Morphologie des Paravertebralschildes zu zeigen (schematisch). Der seitliche Beutehieb wurde ebenfalls dargestellt, um die Beweglichkeitsverhältnisse des Rumpfes zu zeigen, die nach der Breite des Paravertebralschildes gefolgert wurden. Demnach ist die Halswirbelsäule besonders in ihrem anterioren Bereich beweglich. Zum Thorax hin nimmt die Beweglichkeit des Rumpfes rasch ab, um nach caudal graduell wieder zuzunehmen. Vermutlich war die Lumbalregion in die Antriebsbewegungen mit einbezogen.

(Abb. 22) und dadurch eine pelagische Lebensweise ermöglicht. Das Tragsystem von *Steneosaurus* ist aber auch anders gebaut als das der ebenfalls stark aquatischen Eusuchia (vgl. Abb. 7, 26).

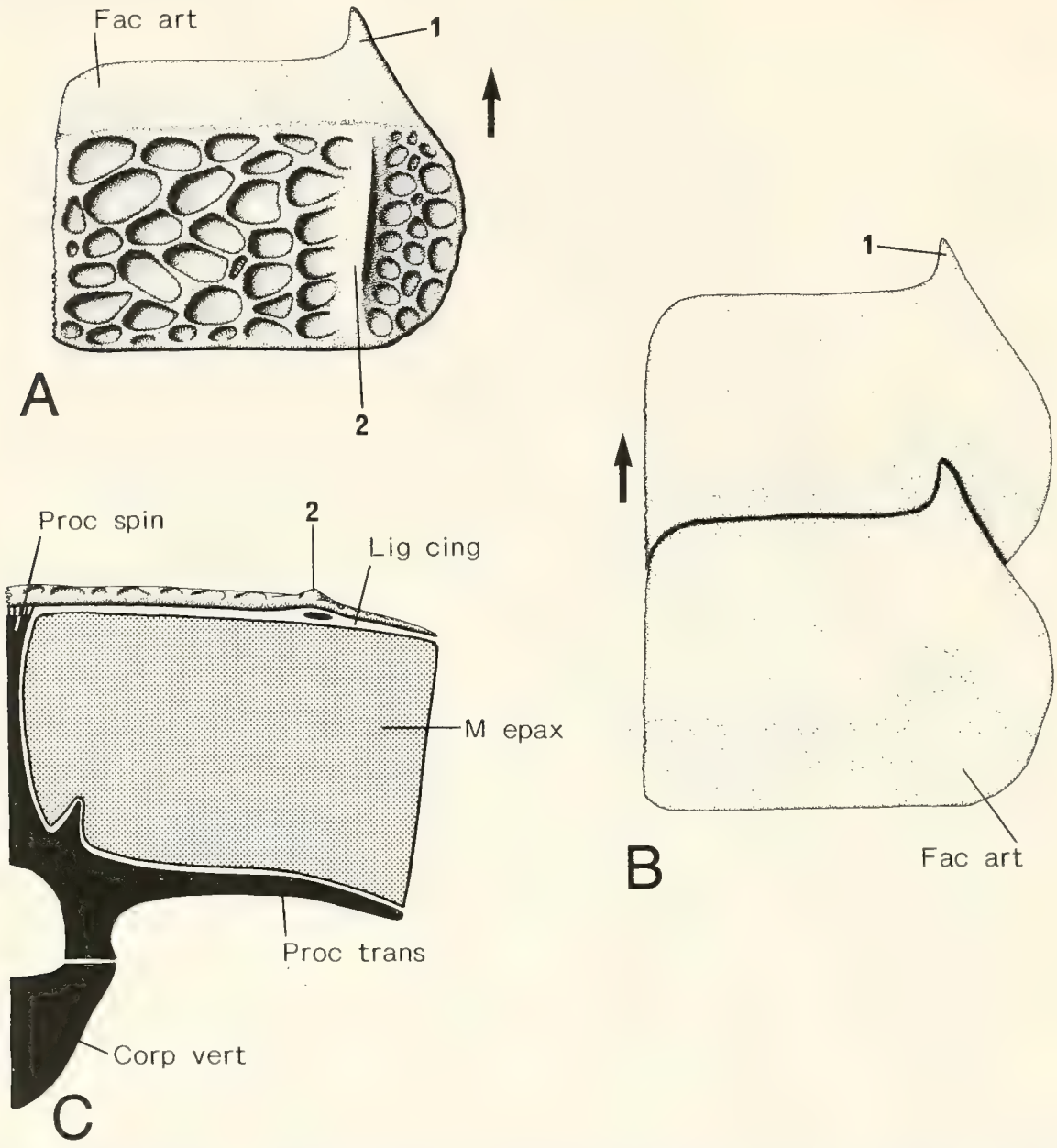


Abb. 25. *Steneosaurus bollensis*; Paravertebralschild-Osteoderme aus der posterioren Thoracalregion.- A: Osteoderm der rechten Körperseite in Dorsalansicht (gezeichnet nach einem Original GPIT ohne Nummer; Pfeil weist nach cranial).- B: Zwei artikulierte Osteoderme der linken Körperseite in Ventralansicht (Pfeil weist nach cranial.- C: Osteoderm der rechten Körperseite in Caudalansicht mit Bezug zur Wirbelsäule. Man beachte den breiten und flachen Gelenkzapfen (1) und die seichte Gelenkfläche auf der Osteodermen-Unterseite (B), die die Beweglichkeit der Osteoderme kaum einschränkt. Hinzu kommt, daß die Osteoderme fast nicht gewinkelt sind (C). Auch der Kiel (2) ist so kurz und flach, daß eine Überschiebung der Osteoderme möglich ist. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Aus der lateralen Auslage der Paravertebral-Osteoderme läßt sich die laterale Biegefähigkeit des *Steneosaurus*-Körpers ableiten. Je breiter die Osteodermen-Wirtel, desto mehr verhindert die Wölbung der Osteoderme die Verschiebbarkeit der Wirtel gegeneinander. Auch der Abstand der Kiele von der Sagittallinie beeinflußt diese Verschiebbarkeit. Sie ist umso geringer, je weiter distal die Kiele stehen (Abb.24). Aus diesem Grund ist die anteriore Thoracalregion des *Steneosaurus*-Rumpfes die biegesteifste Region. Sie wird zusätzlich durch einen massiven Bauchpanzer aus polygonalen, fest miteinander verzahnten Osteodermen versteift.

Nach cranial und nach caudal nimmt die laterale Biegefähigkeit mit der Verschmälerung des Paravertebralschildes graduell zu (Abb. 24). Es ist also anzunehmen, daß sich das Wellenzentrum eines schlängelschwimmenden *Steneosaurus* im anterioren Thoracalbereich befand, weil hier an den großflächigen Osteodermen vermutlich kräftige und möglicherweise auch modifizierte epaxiale

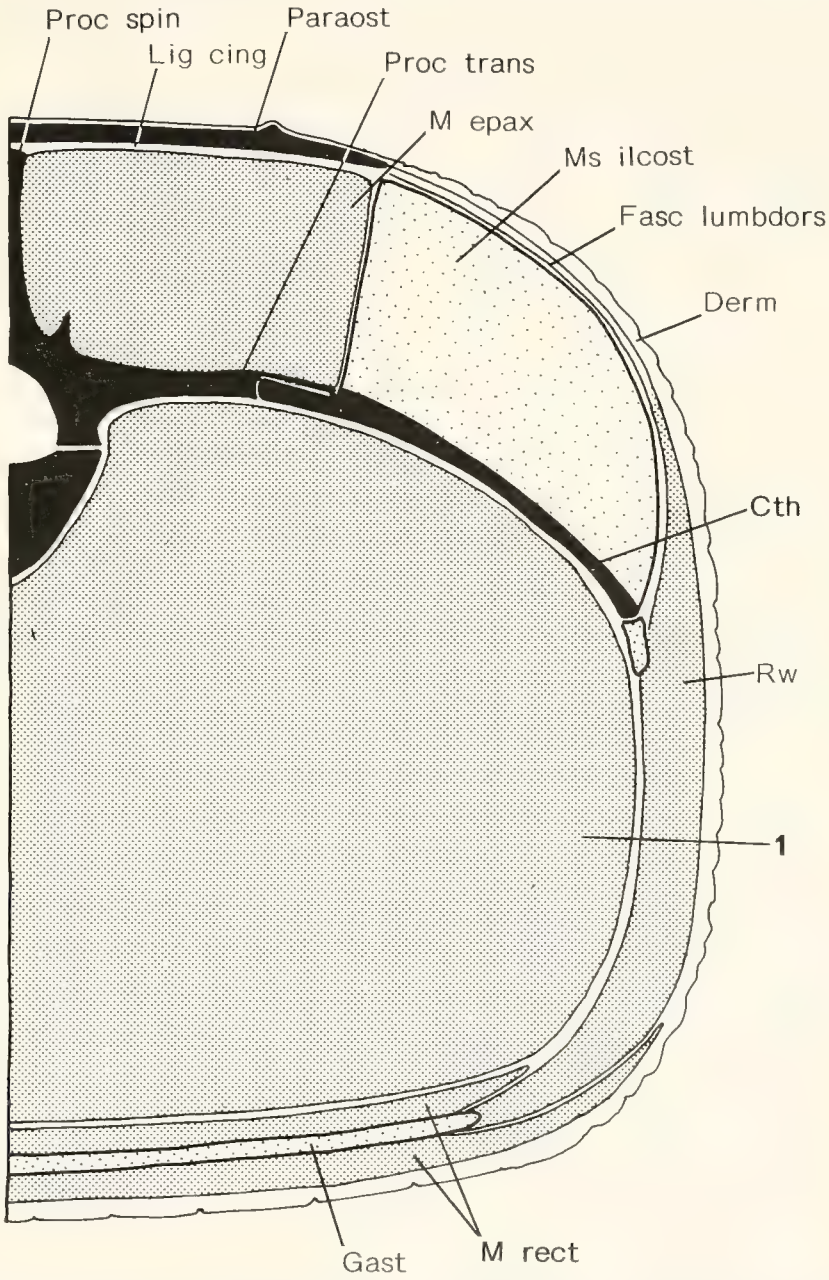


Abb. 26. *Steneosaurus bollensis*; schematischer Querschnitt durch die Lumbalregion, um die Doppel-T-Konstruktion darzustellen (Rekonstruktion in Analogie zu den Eusuchia, Abb. 7). Man beachte den relativ schmalen Paravertebralschild, der horizontal steht. Die Biegebelastung der Osteoderme ist durch deren geringe Breite verringert. Gleichzeitig weist die Konstruktion eine starke Verbreiterung der M. iliocostalis-Myosepten auf, die auf einen großen Querschnitt des Muskels hindeutet. Die knöchernen Bauteile sind schwarz dargestellt, die Eingeweide sind mit (1) gekennzeichnet. Abkürzungen siehe Kapitel 2.4..

Muskelsysteme entsprangen. Wie aus Abbildung 26 abgeleitet werden kann, wird die Fläche der M. iliocostalis-Myosepten umso größer, je schmaler der Paravertebralschild im Rumpf ist. In der Lumbalregion ist demnach eine Vergrößerung des M. iliocostalis zu vermuten. Bei *Steneosaurus* war daher, im Gegensatz zu den rezenten Formen, die Lumbalregion in das Antriebssystem des Körpers beim Schwimmen einbezogen (Abb. 24).

In der Lumbalregion ist der Gastralpanzer reduziert; die Höhe der Kiele auf dem Paravertebralschild nimmt zu und erreicht im basalen Schwanzbereich ihr Maximum (STEEL 1973). Die Ausbildung eines Doppelkammes beginnt also weiter cranial als bei den Eusuchia, bei denen der Doppelkamm auf der Schwanzwurzel seinen Anfang nimmt. Auch dies ist ein Indiz für die Integration der Lumbalregion in die Schwimmbewegungen. Gleichzeitig mit der Erhöhung der Kiele nimmt die Überlappungsfläche der Osteodermen-Wirtel in caudaler Richtung ab, bis sie im Schwanzbereich schließlich nur noch auf die dort sehr schlanken Gelenkzapfen beschränkt ist, d.h. daß die Beweglichkeit der Wirtel gegeneinander immer mehr zunimmt (vgl. Abb. 24). Die Osteoderme der ventralen Schwanzhaut limitierten die Beweglichkeit des Schwimmorgans vermutlich nicht, weil sie keine Gelenkflächen haben und sich daher auch nicht überlappten. Die Schwanzflanken weisen im Gegensatz zu *Protosuchus* keine Panzerung auf (STEEL 1973). Die Hinterextremitäten wurden sehr wahrscheinlich wie bei den rezenten Krokodilen und Lacertiden beim Schlängelschwimmen an die Schwanzbasis angelegt und machten deren seitliche Bewegungen mit (Abb. 24; vgl. KÜHNKE 1982, FREY 1982).

Die breiten Osteoderme in der anterioren Thoracalregion von *Steneosaurus* dienten vermutlich nicht nur als Ursprungsareal für eine verstärkte epaxiale Schwimm-Muskulatur, sondern auch für die Halsmuskulatur. Wie bei *Protosuchus* deutet die segmentale Gliederung des cervicalen Paravertebralschildes von *Steneosaurus* auf eine segmentale Gliederung des M. transversospinalis capitis und den Ursprung seiner Fascikel an den Osteodermen hin (vgl. hierzu FREY 1988: Kapitel 6.1.1.). Mit der abnehmenden Breite des cervicalen Paravertebralschildes nach cranial nimmt, wie oben bereits angedeutet, die für den seitlichen Beutehieb notwendige laterale Beweglichkeit des Halses zu (Abb. 27). Die maximale laterale Beweglichkeit ist jedoch zwischen Schädel und Halswirbelsäule anzunehmen, weil hier die Breite des Paravertebralschildes am geringsten ist.

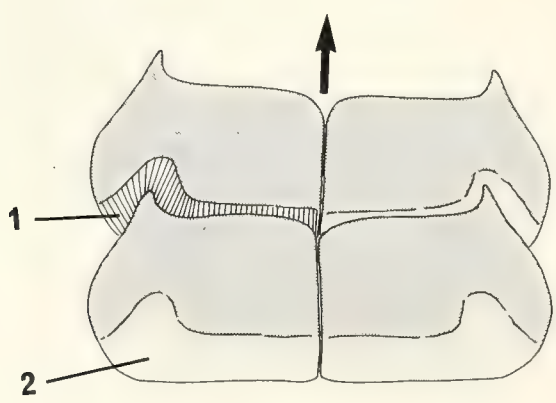


Abb. 27. *Steneosaurus bollensis*; Schema zweier Paravertebralschild-Wirtel bei einer Rumpfflexion nach rechts in Ventralansicht. Der interosteodermale Bandapparat (1) ist auf der Extensionsseite eingezeichnet. Die interosteodermale Gelenkfläche ist mit (2) gekennzeichnet. Im interosteodermalen Bandapparat konnte wie bei den rezenten Krokodilen möglicherweise elastische Energie gespeichert werden.

Das Doppel-T-Träger-System von *Steneosaurus* ist für eine überwiegend laterale Beweglichkeit des Körpers anders spezialisiert als bei vorwiegend terrestrischen Krokodilen. Die Speicherung von elastischer Energie in den interosteodermalen Gelenkmembranen funktioniert auch in der horizontalen Bewegungsebene (vgl. FREY 1982; Abb. 27). Die Morphologie des Paravertebralschilds von *Steneosaurus* macht jedoch deutlich, wie stark pelagisch diese Tiere waren. Die Reduktion der Breite des Paravertebralschildes der Steneosaurier erhöht die laterale Beweglichkeit der Wirbelsäule auf Kosten der Fähigkeit zu ausdauernden Landlokomotionsformen. Die Tiere waren vermutlich nicht einmal mehr zum Stemmgang fähig.

4.2. Das Tragsystem der Eusuchia - eine Autapomorphie?

Die Anordnung der Paravertebralschild-Osteoderme in vier Längsreihen bei den Eusuchia läßt breite Wirtel zu, die, wie oben gezeigt wurde, hinreichend Muskelursprungsareale für eine kraftvolle und - wenn es sein muß - auch sehr schnelle Landfortbewegung bieten. Gleichzeitig jedoch ist der Rumpf der Eusuchia wegen der Schmalheit der einzelnen Wirtel-Osteoderme und deren Beweglichkeit gegeneinander, trotz der versteifenden Wirkung des Paravertebralschildes, bei Schwimm-Manövern und beim Beutefang im Wasser sehr biegsam (FREY 1982). Die restlose Reduktion der Zapfengelenke (FREY 1988: Kapitel 5.) erhöht die Beweglichkeit des Paravertebralschildes und damit des gesamten Rumpfes. Der tetraseriale Paravertebralschild der Eusuchia ist für eine sehr vielseitige Lebensweise gebaut. Er erlaubt Bewegungen sowohl in der horizontalen als auch in der vertikalen Ebene, wobei in beiden Bewegungsebenen bei Körperkrümmungen elastische Energie in den interosteodermalen Bandapparaten gespeichert werden kann (vgl. Kapitel 3.; FREY 1982)

Der Reduktionsmodus des Nuchalschildes ist bei den Eusuchia anders als bei *Steneosaurus* und *Protosuchus*: Es ist vom Hinterhaupt abgesetzt und zeigt mindestens eine Einschnürung, wenn nicht eine Lücke im Übergangsbereich zum Dorsalschild (ROSS & MAYER 1983). Durch die vergrößerten segmentübergreifenden Nuchalosteoderme (vgl. FREY 1988: Kapitel 5.1.) wird der Hals - außer bei *Gavialis gangeticus* - als Ganzes in einem hohen Grade versteift. Er besitzt eine Biegezone in seinem Ansatz und eine weitere zum Schädel hin. Darum ist bei den Eusuchia (außer *Gavialis*), im Gegensatz zu den Steneosauriern und den Protosuchiern, der ganze Hals als relativ steifes Element am seitlichen Beutehieb beteiligt (FREY 1982).

Caudal des ersten Schwanzwirbels ist der Paravertebralschild bei allen rezenten Arten, mit Ausnahme von *Gavialis gangeticus*, deutlich verbreitert. Diese Verbreiterung steht im Zusammenhang mit einer abgeleiteten Schwimmweise (FREY 1982; siehe Kapitel 4.2.2.). Trotz der bei *Caiman*, *Osteolaemus* und *Palaeosuchus* sehr stark gekielten Osteoderme des Doppelkammes sind auch im Schwanz nie Zapfengelenke zwischen den Osteodermen ausgebildet (vgl. FREY 1988: Kapitel 4.1.).

Das Fehlen der interosteodermalen Zapfengelenke im Paravertebralschild der Eusuchia reduziert die Querstabilität der Wirtelgelenke. Die Wirbelgelenke der Eusuchia sind dadurch Scherbelastungen in der Transversalrichtung ausgesetzt, obwohl die Paravertebralschild-Wirtel bei allen rezenten Arten - außer *Gavialis* - durch akzessorische Osteodermen-Längsreihen verbreitert sind (vgl. FREY 1988: Kapitel 5.1.), die jedoch nur die laterale Beweglichkeit des Paravertebralschildes im Rumpf limitieren. Dies ist wahrscheinlich der Grund für die zusätzliche Stabilisierung der Wirbelsäule durch procoele Wirbelgelenke (vgl. FREY 1988: Kapitel 3.).

Der Bau des Paravertebralschildes von *Gavialis gangeticus* stellt innerhalb der rezenten Eusuchia eine Besonderheit dar (ROSS & MAYER 1983). Er weicht in den folgenden Merkmalen von dem aller anderen rezenten Eusuchia ab:

1.) Der Nuchalschild ist nicht durch eine Lücke vom Paravertebralschild des Rumpfes abgesetzt, sondern geht ohne eine Einschnürung direkt in diesen über. Zwischen dem cranialen Rand des cervicalen Paravertebralschildes und dem Hinterhaupt klafft eine weite Lücke.
2.) Die Segmentierung des Nuchalschildes korrespondiert mit den Wirbelsegmenten im 1:1-Verhältnis, was bei den anderen rezenten Arten nicht der Fall ist. Inwiefern die Gliederung und die Insertion des M. transversospinalis capitis davon betroffen sind, ist mir nicht bekannt.
3.) Der Paravertebralschild zeigt caudal des ersten Schwanzwirbels keine Verbreiterung. Damit korreliert ist das Fehlen von Muskelmodifikationen in dieser Schwanzregion (eigene Untersuchungen am Gavial AMNH 81802).
4.) Sowohl im Rumpf als auch im Schwanz fehlen die bei allen anderen rezenten Arten vorhandenen akzessorischen Osteodermen-Längsreihen.

Aufgrund der Parvertebralschild-Konstruktion von *Protosuchus* und *Steneosaurus* sind die Merkmale 1 bis 3 als Plesiomorphien von *Gavialis* zu werten. Diese Merkmale belegen, daß *Gavialis* bezüglich des Paravertebralschildes dem Grundplan der Eusuchia näher steht als alle anderen rezenten Krokodile (ROSS & MAYER 1983). Um das vierte Merkmal werten zu können, ist es notwendig, sich mit der Ontogenie des Paravertebralschildes der Eusuchia zu befassen.

RATHKE (1866) und VOELTZKOW (1892, 1902) beschrieben die Ontogenie der Hautbedeckung von *Crocodylus niloticus*: Als erstes entstehen auf dem Rücken und dem Schwanz zwei parasagittale Längsreihen von relativ breiten Schuppen "...als eine Reihe hintereinander angeordneter, reifenartiger Verdickungen, die in der Mittellinie des Rückens durch eine Furche getrennt sind und sich gegen die Bauchpartie durch tiefe Furchen abgrenzen. Etwas später treten seichte schmale Furchen auf, die die einzelnen Schuppenwülste in jederseits drei Reihen abgrenzen, indem gleichzeitig auf ihnen leistenartige Verdickungen erscheinen als erste Andeutung der Kiele." (VOELTZKOW 1902: 68).

Die biserial angelegten frühembryonalen Wirtel spalten sich also in jederseits **drei** Schuppenanlagen, von denen nur die medianen vier mit dem Paravertebralschild homolog sind. Diese vier Längsreihen ossifizieren als erste in der Ontogenie. Die Ossifikation der akzessorischen Reihen erfolgt später. Bei *Gavialis* hingegen ossifizieren nur die Schuppenanlagen des Paravertebralschildes (also die medianen vier Längsreihen), obwohl wie bei *Crocodylus* sechs Längsreihen von Schuppen angelegt werden (RATHKE 1866, VOELTZKOW 1892, 1902). Die Schuppen der beiden akzessorischen Längsreihen ossifizieren niemals (ROSS & MAYER 1983). Das Fehlen der Osteoderme in den akzessorischen Schuppenreihen von *Gavialis* ist also nach den embryologischen Befunden eine Autapomorphie der Gaviale, und daher ist für den Grundplan der Eusuchia jederseits des Paravertebralschildes zumindest im Rumpf eine zusätzliche Osteodermen-Längsreihe anzunehmen (vgl. ROSS & MAYER 1983, FREY 1988: Kapitel 5.1., Abb. 21).

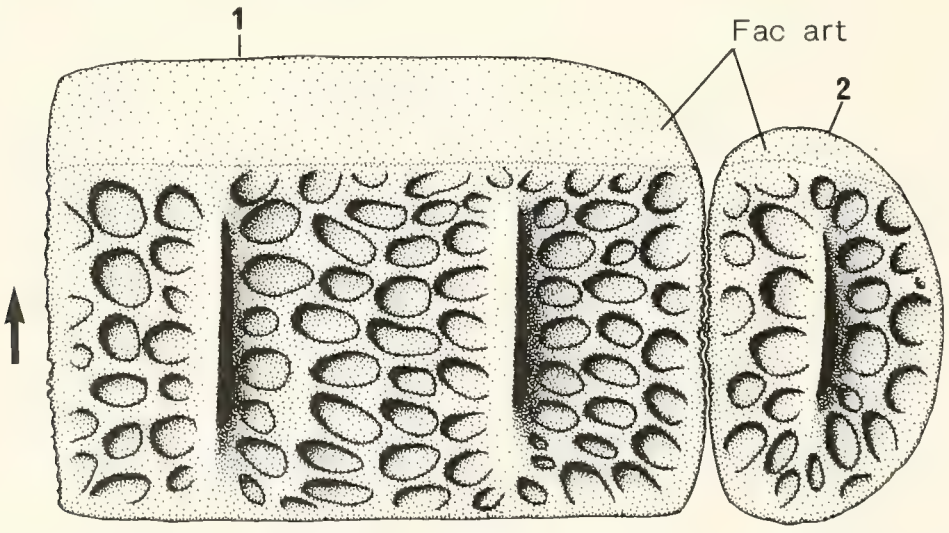


Abb. 28. *Bernissartia fagesii*; Rekonstruktion der rechten Hälfte eines thoracalen Rückenpanzer-Wirtels (nach DOLLO 1883 und STEEL 1973). Das doppelt gekielte Osteoderm (1) ist sehr wahrscheinlich den beiden parasagittalen Parvertebralschild-Osteodermen der Eusuchia homolog. Auch das Fehlen eines Gelenkzapfens und das Vorhandensein eines akzessorischen Osteoderms (2) deutet auf eine enge verwandtschaftliche Beziehung von *Bernissartia* zu den Eusuchia hin. Pfeil weist nach cranial; Abkürzung siehe Kapitel 2.4..

Diese Annahme wird durch den Bau des Paravertebralschildes von *Bernissartia fagesii* Dollo 1883 aus der belgischen Kreide bestätigt (Abb. 28). Die systematische Stellung von *Bernissartia* ist bis heute nicht eindeutig geklärt: DOLLO (1883), ROMER (1976) und BUFFETAUT (1982) stellen *Bernissartia* zu den "Mesosuchia", KÄLIN (1955), STEEL (1973) und ROSS & MAYER (1983) zu den Eusuchia.

Während KÄLIN und STEEL sich hauptsächlich auf Schädelmerkmale beziehen, führen ROSS und MAYER die Vierreihigkeit des Rückenpanzers und das Fehlen von Zapfengelenken als Argument für die Position von *Bernissartia* bei den Eusuchia an. Nach STEEL (1973) sind die Osteoderme der beiden parasagittalen Längsreihen sehr breit und tragen je **zwei** längsgerichtete Kiele. Die lateralen Osteoderme sind schmaler als die parasagittalen und tragen jeweils nur einen Kiel (Abb. 28). Da doppelt gekielte Paravertebralschild-Schuppen sonst bei keinem Krokodil bekannt sind, ist es aufgrund der embryologischen Befunde an rezenten Krokodilen wahrscheinlich, daß die parasagittalen Osteodermen-Längsreihen des *Bernissartia*-Panzers dem vierreihigen Paravertebralschild der Eusuchia homolog sind. Die jederseits des Paravertebralschildes befindlichen Osteoderme sind als akzessorische Längsreihen anzusprechen. Demnach besaß *Bernissartia* einen biserialen Paravertebralschild aus doppelt gekielten Osteodermen, die keinerlei Zapfengelenke zeigen (Abb. 28).

Die laterale Biegesteifigkeit dieses Paravertebralschildes wurde wie bei den nichtgavialiden Eusuchiern durch jederseits eine akzessorische Osteodermen-Längsreihe erreicht. *Bernissartia* dürfte damit bezüglich der Konstruktion des Paravertebralschildes dem Grundplan der Eusuchia näher stehen als *Gavialis*.

Aufgrund der vorangegangenen Diskussion können nur die Reduktion der interosteodermalen Zapfengelenke, die damit im Zusammenhang stehende Ausbildung einer akzessorischen Osteodermen-Längsreihe beiderseits des Paravertebralschildes und die tetraseriale Anordnung der Paravertebralschild-Osteoderme als Autapomorphien der Eusuchia benannt werden.

Innerhalb der Eusuchia ist jedoch eine sehr frühe Aufspaltung in die stark aquatischen Gaviale und die restlichen, eher terrestrischen Eusuchia anzunehmen. Bei den Gavialen ist die laterale Flexibilität des Rumpfes durch die Reduktion der Osteoderme in den akzessorischen Längsreihen erhöht. Die Fähigkeit zu schneller terrestrischer Lokomotion wurde aufgegeben zugunsten einer Lebensweise als ausdauernd schwimmender Fischfresser. Die Gaviale entfernen sich nie weit vom Wasser. Ihre terrestrische Fortbewegungsweise wirkt im Vergleich zu anderen Krokodilen unbeholfen, was an der relativen Kürze der Vorderextremität sowie an der geringen Breite und der damit verbundenen höheren Flexibilität des Rückenpanzers liegt (BASU 1979). Die übrigen rezenten Eusuchia sind im Vergleich zu *Gavialis* an Land sehr ausdauernd. Selbst spezialisierte Fischjäger wie z.B. *Crocodylus johnstoni* sind zu Sprüngen und zu Lokomotionsweisen fähig wie sie von *Gavialis* bisher nicht dokumentiert wurden. Auffällig ist, daß die ausdauernden Schwimmer dieser Eusuchier-Gruppe, wie *Crocodylus porosus* und *Crocodylus acutus*, ebenfalls Reduktionserscheinungen im Dorsalpanzer zeigen, die seine laterale Beweglichkeit zumindest erleichtern: Anders als bei *Gavialis* sind bei *Crocodylus porosus* und *Crocodylus acutus* die einzelnen Osteoderme in den Schuppen zu ovalen Knochenplatten im Bereich der Kiele reduziert.

Was die Konstruktion des Tragsystems anbelangt sind die Gaviale die Schwestergruppe aller anderen rezenten Eusuchia. Dies bestätigen sowohl die auf die Morphologie des Rückenpanzers begründete Annahme von ROSS & MAYER (1983) als auch die Resultate der schädelmorphologischen Untersuchungen von TARSITANO (1985). Es widerspricht aber eindeutig der biochemisch begründeten Auffassung von DENSMORE (1983) und DENSMORE & DESSAUER (1984), die ein Schwestergruppenverhältnis von *Gavialis* und *Tomistoma* annehmen. Der Rückenpanzer von *Tomistoma* unterscheidet sich jedoch morphologisch und damit höchstwahrscheinlich auch funktionell nicht von dem der anderen nicht-gavialinen Eusuchia.

4.3. Paravertebralschild und Lebensweise des Grundplanvertreters der Crocodilia (Protosuchia + "Mesosuchia" + Eusuchia)

Die Protosuchia und die "Mesosuchia" besaßen biseriale Paravertebralschilde. Der tetraseriale Paravertebralschild der Eusuchia wird biserial angelegt. Dies und die Tatsache, daß die Paracrocodilia, die nach WALKER (1970, 1972) und TARSI-

TANO (1985) die den Crocodilia nächstverwandte und bezüglich des Schädelbaues ursprünglichere Gruppe sind, ebenfalls einen biserialen Paravertebralschild besaßen, belegt, daß für den Grundplan der Crocodilia ebenfalls ein solcher angenommen werden muß. Das anteriore Ende dieses biserialen Paravertebralschildes berührte mit einem schmalen Osteodermenwirtel das Hinterhaupt oder reichte sehr nahe an das Hinterhaupt heran und erstreckte sich, aller Wahrscheinlichkeit nach in intervertebrale Segmente gegliedert, bis zur Spitze des Schwanzes. Der präcaudale Teil des Paravertebralschildes enthielt 23 oder 24 Wirtel, die mit Ausnahme der anterioren Nuchalwirtel im posterioren Hals-, im Rumpf-, im Sacral- und im Schwanzwurzelbereich etwa gleich breit waren (ROSS & MAYER 1983). Die Gründe für diese Annahmen sind:

1.) Form und Ausdehnung des cervicalen Paravertebralschildes bei *Protosuchus* und bei *Steneosaurus*.
2.) Die Parallelseitigkeit des Panzers von *Protosuchus* und den Paracrocodilia in den oben genannten Körperregionen.
3.) Die Wirbelkonstanz in Hals, Rumpf und Becken bei allen fossil und rezent bekannten Crocodilia (WETTSTEIN 1937-1954, STEEL 1973, ROMER 1976).
4.) Die völlige Bedeckung des Schwanzes bei *Protosuchus* und den Paracrocodilia mit einem caudalen Paravertebralschild (WALKER 1970, ROSS & MAYER 1983, CRUSH 1984).

Da sowohl bei *Protosuchus* als auch bei *Steneosaurus* die einzelnen Osteoderme Gelenkzapfen aufweisen, obwohl die rekonstruierbaren mechanischen Ansprüche an den Paravertebralschild aufgrund der Lebensweise der beiden Tiere so verschieden sind, sind solche Zapfengelenke auch für den Grundplan der Crocodilia anzunehmen. Die Tatsache, daß solche Gelenkzapfen in der Verlängerung von mit Kielen auch bei den Paracrocodilia (CRUSH 1984) und einigen Pseudosuchia (CHARIG et al. 1976) vorkommen deutet auf den plesiomorphen Charakter dieses Merkmals im Grundplan der Crocodilia hin (siehe oben). Die Verbreiterung der Osteoderme medial des Kiel/Gelenkzapfenkomplexes scheint jedoch eine Apomorphie im Grundplan der Crocodilia zu sein, weil sie bei *Protosuchus* und *Steneosaurus* vorhanden ist, nicht aber bei den Paracrocodilia (WALKER 1970, CRUSH 1984).

Damit ist für den Grundplan der Crocodilia das Vorhandensein einer selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion vom Hinterhaupt bis zur Schwanzspitze über den gesamten Körper hinweg anzunehmen. Dazu gehört im Rumpfbereich auch die Aufhängung der Rippen über die Myosepten des M. iliocostalis-Systems und des Eingeweidesackes über die Fascia lumbodorsalis am lateralen Rand des Paravertebralschildes (vgl. Abb. 7, 22, 26). Die einzelnen Segmente der epaxialen Muskelsysteme dürften aufgrund der gleichmäßigen Gliederung des Paravertebralschildes entlang der gesamten Wirbelsäule relativ gleichförmig gebaut gewesen sein, wie dies auch für *Protosuchus* angenommen werden muß. Welche Anteile die einzelnen Muskelsysteme an der epaxialen Muskelmasse hatten, läßt sich bisher nicht rekonstruieren. Der Schwerpunkt des Körpers lag sehr wahrscheinlich wie bei den Eusuchia im Lendenbereich. Die laterale Beweglichkeit des Rumpfes war wegen der anzunehmenden leicht dachförmigen Stellung der Paravertebralschild-Osteoderme zueinander und einer leichten Abwinkelung in der Längsrichtung etwas eingeschränkt. Zwar sind *Protosuchus* und *Steneosaurus* hinsichtlich der Abwinkelung der Paravertebralschild-Osteoderme bereits abgeleitet. Da jedoch die Paracrocodilia ebenfalls eine Längsbiegung in den Paravertebralschild-Osteodermen zeigen, können die gebogenen Osteoderme als Plesiomorphie im Grundplan der Crocodilia angesehen werden. Die Knickung der Osteoderme des Grundplanvertreters der Crocodilia war jedoch wahrscheinlich nicht so stark wie bei den Osteodermen von *Protosuchus*. Dies kann aus dem verhältnismäßig flachen Profil der Paracrocodilia-Osteoderme geschlossen werden.

Die Fähigkeit des Grundplanvertreters der Crocodilia zur terrestrischen Fortbewegung im Stemmgang war mit Sicherheit vorhanden. Wahrscheinlich sind auch schnelle terrestrische Lokomotionsweisen anzunehmen, zumal die Paracrocodilia und *Protosuchus* offenbar Lauftiere waren, wobei die Paracrocodilia sehr viel län-

gere und schlankere Extremitäten im Verhältnis zum Rumpf besaßen als *Protosuchus* (WALKER 1970, 1972, CRUSH 1984).

Selbst die Eusuchia sind an Land gut zu Fuß. Das in Vergleich zu *Protosuchus* relativ flache Profil des Paravertebralschildes der Eusuchia und die Vielgliedrigkeit der einzelnen Wirtel läßt jedoch auch laterale Undulationen der Lumbalregion und des Schwanzes zu, da die bei *Protosuchus* vorhandenen Blockiersysteme (siehe oben) abgeleitet sind. Sie fehlen auch den Osteodermen der Paracrocodilia (WALKER 1970, CRUSH 1984). Daher ist anzunehmen, daß der Grundplanvertreter der Crocodilia im Gegensatz zu *Protosuchus* mit lateralen Undulationen von Lende und Schwanz schwimmen konnte. Eine pelagischen Lebensweise, wie sie für *Steneosaurus* angenommen werden muß, ist für den Grundplanvertreter der Crocodilia auszuschließen, da das Tragsystem von *Steneosaurus* in Richtung auf die aquatische Dauerlokomotion abgeleitet ist. Auch die Schwimmfähigkeit der Eusuchia dürfte der Grundplanvertreter der Crocodilia nicht besessen haben, weil das Tragsystem der Eusuchia ebenfalls stark abgeleitet ist und eine effektive Lokomotion zu Lande und zu Wasser erlaubt (semiaquatische Lebensweise). Der Grundplanvertreter der Crocodilia war kursorisch, wenn auch nicht so stark wie *Protosuchus* (wegen des weniger spezialisierten Paravertebralschildes) und die Paracrocodilia (wegen der relativ weniger spezialisierten Extremitäten). Die Laufeigenschaften des Grundplanvertreters der Crocodilia waren jedoch besser als die der Eusuchia, weil der Paravertebralschild wegen der Zapfengelenke sehr wahrscheinlich in sich stabiler war. Dafür konnte das Tier vermutlich nicht besonders ausdauernd schwimmen. Die Fähigkeit zum Schwimmen wurde in der Linie, die zu *Protosuchus* und seinen Verwandten führte, zugunsten einer kursorischen Lebensweise aufgegeben, während sie in der Linie, die zu den Steneosauriern führte, durch andersartige Umgestaltung des Paravertebralschildes verbessert wurde. FÜRBRINGER (1900) lieferte eine ausgezeichnete Beschreibung für den Grundplanvertreter der Crocodilia: "Die Crocodilier repräsentieren eine Abteilung terrestrer, aber wasserliebender oder in mäßigem Grade an das Wasserleben angepaßter Reptilien ..." (FÜRBRINGER 1900, Seite 649). Diese Aussage bezog FÜRBRINGER allerdings auf die rezenten Krokodile, deren erstaunliche terrestrische Fortbewegungsweisen erst sehr viel später analysiert wurden.

5. Zusammenfassung

Krokodile zeigen eine erstaunliche Vielfalt an terrestrischen Lokomotionsformen, darunter einige wie den Stemmgang und den Galopp, bei denen die freigetragene Körperachse der Tiere hohen Belastungen ausgesetzt ist.

Das Zentrum des Tragsystems bildet die zwischen den Gürteln bogenförmig gewölbte Wirbelsäule des Rumpfes, die durch die vier medianen, in die flexible Rückenhaut eingebetteten Osteodermen-Längsreihen des Rückenpanzers, den **Paravertebralschild**, stabilisiert ist. Die Osteoderme des Paravertebralschildes werden wegen ihrer Position dorsal der Wirbelsäule durch die Wirkung des Körpergewichtes auf Druck belastet. Die einzelnen Osteodermenwirtel dieses Paravertebralschildes sind jeweils über ein Ligament mit der Spitze je eines Dornfortsatzes nahezu unbeweglich verbunden. Der Paravertebralschild ist also segmental gegliedert, wobei sich die einzelnen Wirtel in einer intervertebralen Position befinden. Die konstante Höhe der Dornfortsätze im Rumpf bewirkt einen gleichmäßigen Abstand zwischen dem Paravertebralschild und der Reihe der Transversalfortsätze. Die Segmente der fünf Muskelsysteme entspringen mit Sehnen oder Myosepten auf querverlaufenden Ligamenten, die den internen Teil des intero-

steodermalen Bandapparates darstellen und hier als **Gürtelligamente** bezeichnet werden. Die Fascikel der einzelnen Muskelsysteme alternieren in der Richtung (drei ziehen nach caudal und zwei nach cranial) und verbinden jedes Paravertebralschild-Segment mit je einem Wirbelsegment im Sinne einer Kreuzverspannung. Die epaxialen Muskelmassen unterstützen außerdem die distalen Teile des Paravertebralschildes, die durch den Zug der an seinem lateralen Rande befestigten Rippen (über die Myosepten des M. iliocostalis) und des Eingeweidesackes (über die Rumpfwandmuskeln und die Fascia lumbodorsalis) auf Biegung in der Querrichtung beansprucht werden. Das Tragsystem des Krokodilrumpfes ist also mit einer gegliederten, kreuzverspannten und selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion vergleichbar, an deren Oberzug Rippen und Eingweide aufgehängt sind. Da der Rumpfwirbelsäulenbogen zwischen den Gürteln eingespannt ist, werden sowohl Oberzug (Paravertebralschild) als auch Unterzug (Wirbelkörper) druckbelastet. Paravertebralschild, epaxiale Muskulatur und Rumpfwirbelsäule bilden eine funktionelle Einheit. Wenn die Rumpfwirbelsäule frei getragen wird, werden Oberzug und Unterzug aktiv durch die drei medialen epaxialen Muskeln verspannt.

Durch die selbsttragenden Doppel-T-Konstruktion ist gewährleistet, daß die auf das Achsenskelett wirkenden Kräfte über den Paravertebralschild und die Rippen nur von dorsal her auf die Neuralbögen der Rumpfwirbel übertragen werden. Gegen diese Kraft bilden die Wirbelkörper ein Widerlager, so daß die bei Krokodilen sehr lange persistierende neurozentrale Sutur bei Belastung des Tragsystems zusammengepreßt wird.

Der Paravertebralschild hat im Tragsystem der Krokodile folgende Aufgaben:

1.) Er dient als Anheftstelle für die epaxialen Muskelsysteme.
2.) Er limitiert die Beweglichkeit der Wirbel gegeneinander durch die intervertebrale Position seiner Segmente und die Materialeigenschaften des interosteodermalen Bandapparates.
3.) Er bildet akzessorische Wirbelgelenke.
4.) Er überträgt Kräfte auf die Neuralbögen und die Rückenmuskelsysteme.
5.) Er speichert elastische Energie in den interosteodermalen Bandapparaten.

Hals und Schwanz sind Auslegern oder Hebebäumen vergleichbar, die am Rumpf aufgehängt sind. Der Schwanz wird nur beim Galopp angehoben, beim Stemmgang jedoch liegt er mit seiner distalen Hälfte dem Boden, und wird nur in seiner Basis durch die Rückenmuskeln gehalten. Da die Schwanzrippen der basalen Schwanzwirbel die neurozentrale Sutur zusammenhalten, können die Wirbel als funktionell einteilig betrachtet werden. Die distalen Schwanzwirbel bestehen ohnehin aus einem Stück, so daß der einseitige Zug der Rückenmuskulatur von den Schwanzwirbeln ohne weiteres aufgenommen werden kann.

Die Halswirbelsäule, die den Schädel trägt, ist durch die sich gegenseitig überlappenden Halsrippen auf ihrer Ventralseite verstrebt. Die Halsrippen nehmen dabei Druck auf, während die intercostalen Ligamente auf Zug belastet werden. Die neurozentrale Sutur der Halswirbel ist durch die zweiköpfigen Halsrippen gesichert: Das Capitulum artikuliert am Wirbelkörper und das Tuberculum am Neuralbogen. Die neurozentrale Sutur verläuft also zwischen den beiden Rippenartikulationen.

Die Hals- und Prothoraxregion ist über den M. rhomboideus und den gefiederten M. serratus-Komplex am Schultergürtel aufgehängt. Die biegsame Suprascapula, von der die beiden Muskeln entspringen, ist gegen ein Bindegewebskissen und die epaxiale Muskulatur gegen die Achse abgestützt.

Wegen der Biegsamkeit des knorpeligen Costosternalapparates und der beweglichen Aufhängung der Ossa pubis am Becken sind starke Ventralflexionen des Rumpfes durch die Kontraktion des M. rectus abdominis, wie sie z.B. beim Galopp vorkommen, nur möglich, wenn durch den M. capiti-sternalis auf das

Sternum und über dem M. ilioischiocaudalis auf die Ossa pubis ein Gegenzug ausgeübt wird. Die Spannung der beiden letztgenannten Muskeln geschieht durch Dorsalflexionen von Hals und Schwanz.

Die Funktionsanalyse beruht auf den anatomischen Daten von FREY (1988) und Beobachtungen an lebenden Krokodilen.

Mit der HENNIG'schen Methode (HENNIG 1950) der phylogenetischen Systematik wird geprüft, inwiefern das Tragsystem der rezenten Krokodile apomorphe Züge aufweist. Hierzu werden die Tragsysteme der geologisch ältesten bekannten Krokodile funktionsmorphologisch untersucht. Sowohl das Tragsystem des triassischen Landkrokodils *Protosuchus richardsoni* als auch dasjenige des jurassischen Meereskrokodils *Steneosaurus bollensis* weist gegenüber dem Grundplan der Crocodilia bereits Apomorphien auf, die mit der spezialisierten Lokomotionsweise der beiden Morphospecies im Zusammenhang stehen. Das Tragsystem der Eusuchia kann nicht aus den Tragsystemen von *Protosuchus* und *Steneosaurus* abgeleitet werden.

Im Grundplan der Crocodilia ist ein biserialer Paravertebralschild anzunehmen, dessen Osteoderme jeweils ein cranial gerichtetes Zapfengelenk in Verlängerung eines Kiels aufwiesen. Das einzige Merkmal, das am Paravertebralschild des Grundplanvertreters der Crocodilia abgeleitet erscheint, ist die Verbreiterung der Osteodermenfläche medial des Zapfen/Kiel-Komplexes.

Die vollständige Reduktion der interosteodermalen Gelenkzapfen und der tetraseriale Paravertebralschild mit jederseits einer akzessorischen Osteodermen-Längsreihe sind Autapomorphien im Grundplan der Eusuchia. Embryologische Untersuchungen bestätigen die Anlage eines sechsreihigen Rückenpanzers bei den Eusuchia. *Bernissartia fagesii* aus der Oberkreide besitzt einen vierreihigen Rückenpanzer. Die Tatsache, daß die Osteoderme der parasagittalen Längsreihen zwei Kiele aufweisen, spricht für die Homologie dieser Osteodermen-Reihen mit dem Paravertebralschild der Eusuchia. Die phylogenetischen Beziehungen von *Bernissartia* zu den Eusuchia werden außerdem durch die vollständige Reduktion der interosteodermalen Zapfengelenke und das Vorhandensein von akzessorischen Längsreihen jederseits des Paravertebralschildes belegt. *Bernissartia* steht in bezug auf die Morphologie des Paravertebralschildes dem Grundplan der Eusuchia näher als *Gavialis gangeticus*, bei dem die akzessorischen Osteoderme der Paravertebralschild-Wirtel reduziert sind. *Gavialis* steht im Schwestergruppenverhältnis zu allen anderen (rezenten) Krokodilarten. Dieser Feststellung widersprechen allerdings die biochemischen Analysen von DENSMORE & DESSAUER (1984).

6. Literatur

ALEXANDER, R.McN. (1977): Terrestrial locomotion.- *In*: R.McN. ALEXANDER & G. GOLDSPINK (eds.): Mechanics and energetics of animal locomotion: 168-203; London (Chapman & Hall).

BARKER, R. de la B. (1953): Crocodiles.- Tanganjika Notes and Records **34**: 76-78; Dar-es-Salaam.

BASU, D. (1979): Indien kämpft um den Ganges-Gavial.- SIELMANNs Tierwelt **3** (2): 4-13; Gütersloh.

BOY, J.A. (1981): Zur Anwendung der HENNIG'schen Methode in der Wirbeltierpaläontologie.- Paläont. Z. **55**: 87-107; Berlin.

BREDER, C.M. Jr. (1946): Amphibians of the Rio Chucunaque drainage, Darien, Panama, with notes on their life histories and habits.- Bull. Am. Mus. nat. Hist. **86**: 375-436; New York.

BREHM, A. (1869): Illustriertes Thierleben.- Eine allgemeine Kunde des Thierreichs.- *5*: 841 S.; Hildburghausen (Faksimile-Ausgabe der 1. Auflage (1863-1869), Stuttgart.)

BRINKMAN, D. (1980): The hind limb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus.- Canad. J. Zool. *58* (12): 2187-2200; Ottawa.

BRÜHL, C.B. (1862): Das Skelet der Krokodilinen.- 48 S., 20 Taf.; Wien (Wilhelm Braumüller).

BUFFETAUT, E. (1982): Radiation évolutive, palécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens.- Mém. Soc. Géol. Fr., N.S. **60** (142): 1-88; Paris.

CAMP, C.L. (1930): A study on phytosaurs.- Mem. Univ. Calif. 10: 161 pp., 6 pls.; Berkeley.

CHARIG, A.J. (1957): Stance and gait in the archosaur reptiles.- Rep. Ann. Meet. Brit. Ass. Adv. Sci. 22 (103): 537; London.

- (1972): The evolution of the archosaur pelvis and hind limb: an explanation in functional terms.- *In*: K.D. JOYSEY & T.S. KEMP (eds.): Studies in vertebrate evolution: essays presented to Dr. F.R. PARRINGTON F.R.S.: 121-155; Edinburgh.

CHARIG, A.J., KREBS, B., SUES, H.D. & WESTPHAL, F. (1976): Thecodontia.- *In*: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie **13**: 137 S.; Stuttgart & New York (Gustav Fischer Verlag).

COLBERT, E.H. (1946): The eustachian tubes in the Crocodilia.- Cop. **1946** (1): 12-14, 1 pl.; Washington D.C..

COLBERT, E.H. & MOOK, C.C. (1951): The ancestral crocodile *Protosuchus*.- Bull. Am. Mus. nat. Hist. **97** (3): 143-182; New York.

COTT, H.B. (1961): Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile Crocodile (*Crocodilus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia.- Trans. Zool. Soc. Lond. **29** (1957-1963): 211-356; London.

CRUSH, P.J. (1984): A late upper Triassic sphenosuchid crocodilian from Wales.- Palaeontology **27** (1): 131-157; Oxford.

D'ARCY THOMPSON, W. (1942): On growth and form.- 2. Auflage, 1116 pp; Cambridge (Cambridge University Press).

DERANIYAGALA, P. (1930): The crocodiles of Ceylon.- Spolia Zeyl. **16**: 89-95; Colombo.

- (1936): Reproduction of the Estuarine Crocodile of Ceylon.- Spolia Zeyl. **19**: 253-277; Colombo.

- (1939): A new race of Estuarine Crocodile from Ceylon.- Spolia Zeyl. **27**: 277-279; Colombo.

DENSMORE, L.D. III (1983): Biochemical and immunological systematics of the order Crocodilia.- Evol. Biol. **16** (8): 397-465; New York & London.

DENSMORE, L.D. III & DESSAUER, H.C. (1984): Low levels of protein divergence detected between *Gavialis* and *Tomistoma*: evidence for crocodilian monophyly?- Comp. biochem. physiol. **77** (B): 715-720; Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris & Frankfurt.

DEVILLERS, C. (1954): Structure et évolution de la colonne vértébrale. Les côtes. Le sternum.- *In*: P.P. GRASSÉ (ed.): Traité de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie **12**: 605- 709; Paris (Masson et Cie).

DOLLO, L. (1883): Première note sur les crocodiliens de Bernissart.- Bull. Mus. Hist. nat. Belg. **2**: 309-338; Paris.

DULLEMEIJR, P. (1974): Concepts and approaches in animal morphology.- 264 pp; Assen.

FLOWER, S.S. (1933): Notes on the recent reptiles and amphibians of Egypt, with a list of the species recorded from that kingdom.- Proc. Zool. Soc. 1933: 735-851; London.

FOGARTY, M.J. (1974): The ecology of the Everglades Alligator.- *In*: P.J. GLEASON (ed.): Environments of South Florida: present and past. - Mem. Miami Geol. Soc. 2: 367-374; Miami.

FREY, E. (1982): Der Bau des Bewegungsapparates der Krokodile und seine Funktion bei der aquatischen Fortbewegung.- Diplomarbeit: 204 S.; Zoologisches Institut, Universität Tübingen.

- (1984): Aspects of the biomechanics of crocodilian terrestrial locomotion.- *In*: W.-E. REIF & F. WESTPHAL (Hrsg.): Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers: 93-97; Tübingen (Attempto Verlag).
- (1985): Biomechanics of terrestrial locomotion in crocodiles.- (Konstruktionsprinzipien lebender und ausgestorbener Reptilien.-) *In*: Konzepte 4, Sonderforschungsbereich 230 (Natürliche Konstruktionen, Leichtbau in Architektur und Natur): 145-168; Stuttgart & Tübingen.
- (1988): Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin 1802.- Stuttgarter Beitr. Naturk. (A) **424**: 1-106; Stuttgart.

FÜRBRINGER, M. (1876): Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln -3. Teil: Capitel IV: Saurier und Crocodile.- Gegenb. Morph. Jb. **1**: 636-816, Taf. 23-27; Leipzig.
- (1900): Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln - 3. Teil.- Jenaische Zeitschrift **34** (neue Folge: **27**): 215-718, Taf. 13-17; Jena.

GADOW, H. (1896): On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota.- Philos. Trans. R. Soc. (Ser. B) **187**: 1-57; London.

GANS, C. & BOCK, W.J. (1965): The functional significance of muscle architecture - a theoretical analysis.- Erg. Anat. Entw. **38**: 115-142; Wiesbaden.

GASC, J.P. (1981): Axial musculature. B Crocodilia.- *In*: C. GANS & T.S. PARSONS (eds.): Biology of the Reptilia **11** (Morphology F): 372-375; London, New York, Toronto, Sydney & San Francisco (Academic Press).

GLEESON, T.T. & HARRISON, J.M. (1986): Reptilian skeletal muscle: fiber-type composition and enzymatic profile in the lizard *Iguana iguana*.- Cop. **1986** (2): 324-332; Washington D.C..

GRAY, J. (1968): Animal locomotion.- 479 pp; London (Weidenfeld & Nicholson).

GUGGISBERG, C.A.W. (1972): Crocodiles - their natural history, folklore, and conservation.- 195 pp; Newton Abbot (Devon, England; David & Charles).

GUTMANN, W.F. (1975): Konstruktive Vorbedingung und Konsequenz in der phylogenetischen Entwicklung des Körperstammes der Cranioten.- Aufs. Red. Senckenb. naturf. Ges. **27** (Mitteilungen der Lochmühle **15**): 40-60; Frankfurt.

GUTMANN, W.F. & BONIK, K. (1981): Kritische Evolutionstheorie - ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen.- 227 S.; Hildesheim (Gerstenberg).

HANCOCK, J. (1830): Beobachtungen über die Kaiman's oder Alligator's von Guiana.- Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde **26** (18/568): 273-278 (Spaltenzählung!); Erfurt.

HECHT, M.K. & TARSITANO, S.F. (1983): On the cranial morphology of the Protosuchia, Notosuchia and Eusuchia.- N. Jb. Geol. Pal. Mh. **1983** (11): 657-668; Stuttgart.

HENNIG, W. (1950): Theorie der Grundlagen einer phylogenetischen Systematik.- 370 S.; Berlin.
- (1983): Stammesgeschichte der Chordaten.- W. HENNIG d.J. (Hrsg.): 208 S.; Hamburg & Berlin (Parey).

HILDEBRANDT, M. (1960): How animals run.- *In*: Vertebrate structure and functions.- Readings from the Scient. Am.: 30-37; New York.

HOFFMANN, C.K. (1879-1882): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Teil 12: Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeins bei Reptilien, Vögeln und dem Menschen.- Niederl. Arch. Zool. **5**: 19-115, Taf. 3-10; Leiden & Leipzig.
- (1890): Reptilien.- *In*: H.G. BRONN (Hrsg.): BRONNs Klassen und Ordnungen des Thierreichs **6** (3), 2. Teil: Eidechsen und Wasserechsen; Muskeln: 610-707, Taf. 73-79; Leipzig.

HOFFSTETTER, R. (1955): Thecodontia.- *In*: J. PIVETEAU (ed.): Traité de Paléontologie **5**: 665-749; Paris.

HUENE, F.v. (1913): Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilen.- Biol. C. **33** (8): 468-472; Erlangen.

HUNT, R.H. (1975): Maternal behavior in the MORELET's Crocodile. *Crocodylus moreleti*.- Cop. **1975** (4): 763-764; Washington D.C..

HUXLEY, T.H. (1875): On *Stagonolepis Robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia.- Quart. J. Geol. Soc. Lond. **31**: 423-438, 1 pl.; London.

HYMAN, L.H. (1947): HYMAN's comparative vertebrate anatomy.- 3. Auflage (M.H. WAKE ed.): 544 pp; Chicago & London (University of Chicago Press).

KÄLIN, J.A. (1955): Zur Stammesgeschichte der Crocodilia.- Rev. suisse Zool. **62** (2/26): 347-356; Genève.

- (1959): Filmvorführungen: b) Über die Lokomotion der Crocodiliden.- Verh. Dt. Zool. Ges. vom 26. bis 30. Mai 1958: 335-337; Leipzig.

KÄLIN, J.A. & KNÜSEL, L. (1944): Über die Lokomotion der Crocodiliden.- Rev. suisse Zool. **51** (18): 389-393; Genève.

KEMP, T.S. (1978): Stance and gait in the hind limb of therocephalian mammal-like reptiles.- J. Zool. **1978** (186): 143-161; London.

KERMACK, K.A. (1956): An ancestral crocodile from South Wales.- Proc. Linn. Soc. Lond. 166 (1953-1954): 1-2; London.

KNÜSEL, L. (1944): Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodylinenextremitäten.- Beilage zum Jahresbericht der kantonalen Lehranstalt Sarnen **1944**; Sarnen (Schweiz).

KREBS, B. (1976): Pseudosuchia.- *In*: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie **13**: 40-98; Stuttgart & New York (Gustav Fischer Verlag).

KÜHNKE, R. (1982): Zur Schwimmweise der Mosasaurier.- Diplomarbeit: 65 S.; Zoologisches Institut, Universität Tübingen.

KUMMER, B. (1959): Bauprinzipien des Säugerskeletts.- 232 S.; Stuttgart (Georg Thieme Verlag).

- (1975): Grundsätzliche Bemerkungen zum Einfluß der Körpergröße und der Gravitation auf die Konstitution des Bewegungsapparates landbewohnender Tetrapoden.- Aufs. Red. Senckenb. naturf. Ges. **27** (Mitteilungen der Lochmühle **15**): 69-84; Frankfurt.

- (1975a): Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere.- Nat. Mus. **105** (5): 156-167; Frankfurt.

KUSHLAN, J.A. (1974): Observations on the role of the American Alligator (*Alligator mississippiensis*) in the Southern Florida wetlands.- Cop. **1974** (4): 993-996; Washington D.C..

LYDEKKER, R. (1888): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History); Part 1.: Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria.- 302 pp; London.

McILHENNY, E.H. (1934): Notes on incubation and growth of alligators.- Cop. **1934** (2): 80-88; Washington D.C..

MERTENS, R. (1963): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien; Helodermatidae, Varanidae, Lanthanotidae.- *In*: Das Tierreich, Lieferung **29**: 26 S.; Berlin (de Gruyter).

MOOK, C.C. (1934): The evolution and classification of the Crocodilia.- J. Geol. **42** (3): 295-304; Chicago.

NASH, D. (1968): A crocodile from the upper Triassic of Lesotho.- J. Zool. 156: 163-179; London.

NORMAN, D. (1985): The illustrated encyclopedia of dinosaurs.- 208 pp; London (Salamander Book)

POOLEY, T. (1982): Discoveries of a crocodile man.- 213 pp, London, Glasgow, Sydney, Auckland, Toronto & Johannesburg (William Collins Sons & Co. Ltd.).

POOLEY, T. & GANS, C. (1976): The Nile Crocodile.- Scient. Am. **234**: 114-124; New York.

PREUSCHOFT, H. (1976): Dinosaurier-Statik.- Zbl. Geol. Paläont., Teil 2: Paläontologie **5/6**: 285-286; Stuttgart.

RATHKE, H. (1866): Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Crocodile.- 275 S.; Braunschweig (Vieweg und Sohn).

REIF, W.E. (1984): Artabgrenzung und das Konzept der evolutionären Art in der Paläontologie.- Z. zool. Syst. Evol. **1984**: 263-286; Frankfurt.

REINECK, H.E. & HOWARD, J.D. (1978): Alligatorfährten.- Nat. Mus. **108** (1): 10-15; Frankfurt.

REMANE, A. (1936): Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge.- *In*: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS & W. LUBOSCH (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere **4**: 1-88; Berlin & Wien.

RIESS, J. (1985): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier.- Inaugural-Dissertation: 124 S.; Zoologisches Institut, Universität Tübingen,

- (1986): Fortbewegungsweise, Schwimmbiophysik und Phylogenie der Ichthyosaurier.- Pal. (Abt. A) **192** (Lieferung 4-6): 93-155; Stuttgart.

ROMER, A.S. (1976): Osteology of the reptiles.- 3. Nachdruck: 772 S.; Chicago & London (University of Chicago Press).

ROSS, F.D. & MAYER, G.C. (1983): On the dorsal armor of the crocodilia.- *In*: A.G.J. RHODIN & K. MIYATA (eds): Adv. Herpet. Evol. Biol.: 305-331, Cambridge (Massachusetts).

SALMON, R.D.J. (1932/1933): Annual reports of the game department for the year ended 31st December 1931/32; Entebbe.

SCHAEFFER, B. (1941): The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles.- Bull. Am. Mus. nat. Hist. **78** (6): 395-472; New York.

SCHMIDT, R.F. & THEWS, G. (1980): Physiologie des Menschen.- 20. Auflage: 798 S.; Berlin, Heidelberg & New York (Springer).

SCHMIDT, S. (1987): Phylogenie der Sauropterygier (Diapsida; Trias-Kreide).- N. Jb. Geol. Pal. Abh. **173** (3): 339-375; Stuttgart.

SEIDEL, M.R. (1979): The osteoderms of the American Alligator and their functional significance.- Herpetologica **35** (4): 375-380; Chicago.

SIEBENROCK, F. (1926): Die Brillenkaimane von Brasilien.- Denk. Ak. W. math. nat. **76**: 29-39; Wien.

SLIJPER, E.J. (1946): Comparative biologic-anatomical investigation on the vertebral column and spinal musculature of mammals.- Verh. Kon. Ned. Ak. Wet. Natuurk., Section 2, **42** (5): 1-128, 8 Tabellen; Amsterdam.

STANNIUS, H. (1856): Handbuch der Zootomie.- Zweiter Teil: die Wirbelthiere; zweites Buch: Zootomie der Amphibien.- 2. Auflage: 270 S.; Berlin (Veit & Co.).

STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 3 Bände; **1**: 274 S., **2**: 1110 S., **3**: 776 S.; Heidelberg & New York (Springer).

STATON, M.A. & DIXON, J.R. (1975): Studies on the dry season biology of *Caiman crocodilus crocodilus* from the Venezuelan Llanos.- Mem. Soc. Cièn. Nat. la Salle **35**: 237-265; Caracas.

STEEL, R. (1973): Crocodylia.- *In*: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie **14**: 116 Seiten; Stuttgart & New York. (Gustav Fischer Verlag).

STEPHENSON-HAMILTON, J. (1954): Wild life in South Africa.- London, Cassell.

TARSITANO, S.F. (1985): Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia.- N. Jb. Geol. Pal. Abh. **170** (1): 27-44; Stuttgart.

THOMAS, H.B. & SCOTT, R. (1935): Uganda.- 559 pp; London (Oxford University Press).

VALLOIS, H.V. (1922): Les transformations de la musculature de l'épisome chez les vertébrés.- Thèses Faculté Sciences, Université Paris (Ser. A) **905**: 538 S.; Paris.

VIRCHOW, H.J.P. (1914): Über die Alligatorwirbelsäule.- Arch. Anat. Physiol. **1914**: 103-142; Leipzig.

- (1914a): Mechanik der Wirbelsäule des *Varanus varius*.- Arch. Anat. Physiol. 1914: 69-89; Leipzig.

VOELTZKOW, A. (1892): On the oviposition and embryonic development of the crocodile.- Ann. Mag. nat. Hist. (Ser. 9) **6**: 66-72; London.

- (1902): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien.- 1. Biologie und äußere Körperform von *Crocodilus madagascariensis* Grand..- Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. **26**: 1-150; Frankfurt.

WALKER, A.D. (1968): *Protosuchus*, *Proterochampsa*, and the origin of phytosaurs and crocodiles.- Geol. Mag. **105** (1,2): 1-14; London & Hertford.

- (1970): A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* Marsh with remarks on the classification of crocodiles.- Philos. Trans. R. Soc. **257** (816): 323-372; London.

- (1972): New light on the origin of birds and crocodiles.- Nat. **237**: 257-263; London.

WEBB, G.J.W. & GANS, C. (1982): Galloping in *Crocodylus johnstoni* - a reflection of terrestrial activity?- Rec. Aust. Mus. **34** (14): 607-618; Sydney.
WEBB, G.J.W. & MANOLIS, S.C. (1983): *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T.- 5. Abnormalities and injuries.- Austr. Wild Life Res. **10**: 407-420; Melbourne.
WERMUTH, H. (1952): Systematik der rezenten Krokodile.- Mitt. Zool. Mus. Berlin **28**: 375-514; Berlin.
- (1974): Zwergkrokodile.- D. A. T. Z. **27** (12): 424-426; Stuttgart.
WESTPHAL, F. (1970): Phytosaurier-Hautplatten aus der Trias von Madagaskar - ein Beitrag zur Gondwana-Paläogeographie.- N. Jb. Geol. Pal. Mh. **1970** (10): 159-176; Stuttgart.
- (1976): Phytosauria.- *In*: O. KUHN (Hrsg.): Handbuch der Paläoherpetologie **13**, Thecodontia: 99-120; Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
WETTSTEIN, O. (1937-1954): Crocodilia.- *In*: W. KÜKENTHAL & T. KRUMBACH (Hrsg.): Handbuch der Zoologie **7** (1): 236-424; Berlin & Leipzig.
WIEDERSHEIM, R. (1909): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.- 7. Auflage: 935 S.; Jena.
ZUG, G.R. (1974): Crocodilian galloping: an unique gait for reptiles.- Cop. **1974**: 550-552; Washington D.C..

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. EBERHARD FREY, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstraße 10, D-7400 Tübingen.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
Serie A (Biologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. A	Nr. 427	6 S.	Stuttgart, 30. 12. 1988

Wiederbeschreibung von *Dolomedes strandi* Bonnet und Anmerkungen zur Taxonomie sibirischer *Dolomedes*-Arten (Araneae: Pisauridae)

Redescription of *Dolomedes strandi* Bonnet and Notes to the Taxonomy of Siberian *Dolomedes* Species (Araneae: Pisauridae)

SMITHSONIAN
JAN 1 8 1989
LIBRARIES

Von Franz Renner, Stuttgart

Mit 8 Abbildungen

Summary

The taxonomy of the siberian *Dolomedes* species is discussed. *Dolomedes strandi* Bonnet 1929 is redescribed (figs. 1–5). In Europe and Siberia 4 species exist: *D. fimbriatus* (Clerck 1757), *D. plantarius* (Clerck 1757), *D. strandi* Bonnet 1929, *D. tadzhikistanus* Andreeva 1976 (figs. 6–8). The type specimens of *Dolomedes cordivula* Strand 1907 were destroyed 1944. The description of *Dolomedes kurilensis* Strand 1907 is based on a juvenile ♀ (the type-material is missing).

Zusammenfassung

Die Taxonomie der sibirischen *Dolomedes*-Arten wird diskutiert. *Dolomedes strandi* Bonnet 1929 wird wiederbeschrieben (Abb. 1–5). In Europa und Sibirien sind 4 Arten vertreten: *Dolomedes fimbriatus* (Clerck 1757), *D. plantarius* (Clerck 1757), *D. strandi* Bonnet 1929 und *D. tadzhikistanus* Andreeva 1976 (Abb. 6–8). Das Typusmaterial von *Dolomedes cordivula* Strand 1907 wurde 1944 zerstört. Der Beschreibung von *D. kurilensis* Strand 1907 lag ein subadultes ♀ zu Grunde (das Typus-Material ist verschollen).

1. Einleitung

Dolomedes strandi wurde von Bonnet (1929) beschrieben. Als wichtiges diagnostisches Merkmal der Männchen wertete Bonnet die Tibialapophyse, da diese sich von der Tibialapophyse von *Dolomedes fimbriatius* (Clerck 1757) und *D. plantarius* (Clerck 1757) unterscheidet (siehe Kap. 3.1.).

Im Bau des Bulbus genitalis konnte Bonnet (1929: 269) keine Unterschiede sehen: „Je n'ai su voir aucune différence caractéristique en ce qui concerne les organes copulateurs". Die Revision der europäischen *Dolomedes*-Arten ergab jedoch

neue differentialdiagnostische Merkmale im Bau des Tasters (RENNER 1987). Gleichzeitig konnte dort die große Variabilität der Tibialapophyse bei den europäischen *Dolomedes*-Arten dokumentiert werden, so daß dieses Merkmal – zumindest bei den europäischen Arten – zur Differentialdiagnose ausscheidet. Unter diesem Aspekt war eine Analyse des Bulbus genitalis vom sibirischen *Dolomedes strandi* notwendig.

2. Material und Dank

2.1. Material

Der Untersuchung lag Typusmaterial folgender Arten zu Grunde:

Dolomedes strandi: 1 ♂, 2 ♀♀, Amur, Siberia, Col. SCHRENK, Zoologisches Museum Wroclaw. Auf dem Sammlungsetikett sind diese Individuen als „Syntypen" ausgewiesen.

Dolomedes tadzhikistanus: 1 ♂, 1 ♀, USSR, Tadzhikistan, Tigrovaya Balka, lake Maloye Kaban e, 18. 08. 1967, leg. E. M. ANDREEVA (Coll. ANDREEVA). Auf dem Sammlungsetikett sind sie als „Paratypen" gekennzeichnet.

2.2. Dank

Für die Ausleihe von Typusmaterial danke ich Frau Dr. W. WESOLOWSKA (Zoologisches Museum Wroclaw) und Herrn Dr. J. PROSYNSKI (Siedlece). Dr. K. G. MIKHAILOV (Zoologisches Museum Moskau) war mir bei der Beschaffung von Literatur behilflich. Frau H. STEHLE (Stuttgart) übersetzte mir die Originalbeschreibung von *D. tadzhikistanus* aus dem Russischen.

3. Wiederbeschreibung von *Dolomedes strandi*

3.1. Tibialapophyse

Die Tibialapophyse von *D. strandi* ist gegabelt, die beiden Äste sind fast gleich lang und zugespitzt (Abb. 1a). Dadurch unterscheidet sie sich deutlich von *D. fimbriatus* und *D. plantarius.* Die Tibialapophyse von *D. fimbriatus* ist ungegabelt, distal mehr oder weniger zugespitzt; basal kann ein kleiner Fortsatz ausgebildet sein [Abb. 1b; zur Variabilität vergleiche RENNER (1987: Abb. 3)]. Jene von *D. plantarius* ist ventral stufenartig eingekerbt und dadurch in einen kürzeren ventralen und einen längeren dorsalen Fortsatz gegliedert, der am Ende quer abgestutzt ist [Abb. 1c; zur Variabilität cf. RENNER (1987: Abb. 4)]. Die Variabilität dieser Struktur kann bei *D. strandi* nicht beurteilt werden, da zu wenig Material vorliegt.

3.2. Bulbus genitalis

Der Bulbus genitalis (Abb. 2) ist dem von *D. plantarius* ähnlich, unterscheidet sich aber von diesem durch das distale Ende der Medianapophyse und den sichtbaren Teil des Fulcrums. Hier ragt ein schwach sklerotisierter Anhang des Fulcrums wulstartig hervor (wA in Abb. 2). Am Endapparat (Abb. 3) des expandierten Bulbus ist zu erkennen, daß dieser wulstartige Anhang senkrecht zu der Ebene steht in der das Fulcrum liegt (Abb. 4). Weitere Unterschiede zu *D. plantarius:* 1. Das Fehlen der häutigen Lamelle, 2. Das Fehlen des Fortsatzes an der Ansatzstelle des Embolus am Tegulum. – Ein wichtiger Unterschied zu *D. fimbriatus* ist das Fehlen der sklerotisierten Spange, die bei *D. fimbriatus* vom Embolus zur Fulcrum-Spitze verläuft. Durch diese Merkmale erweist sich *D. strandi* als artverschieden von *D. fimbriatus* und *D. plantarius.*

3.3. Epigyne

Der Mittelteil der Epigyne von *D. strandi* ist in einen vorderen dunklen, behaarten Bereich und in eine hintere, scharf berandete Platte geteilt. Die seitlichen sklerotisierten Spangen sind schmal (Abb. 5). Dadurch unterscheidet sich *D. strandi* von *D. fimbriatus* (bei dieser ist das Mittelstück durchgehend dunkel behaart, in der oberen Hälfte 2 helle, unbehaarte, halbkreisförmige Flecke vorhanden) und *D. plantarius* (Mittelstück unbehaart, in eine vordere helle, häutige Fläche und eine hintere scharf gerandete, glänzend sklerotisierte Platte unterteilt).

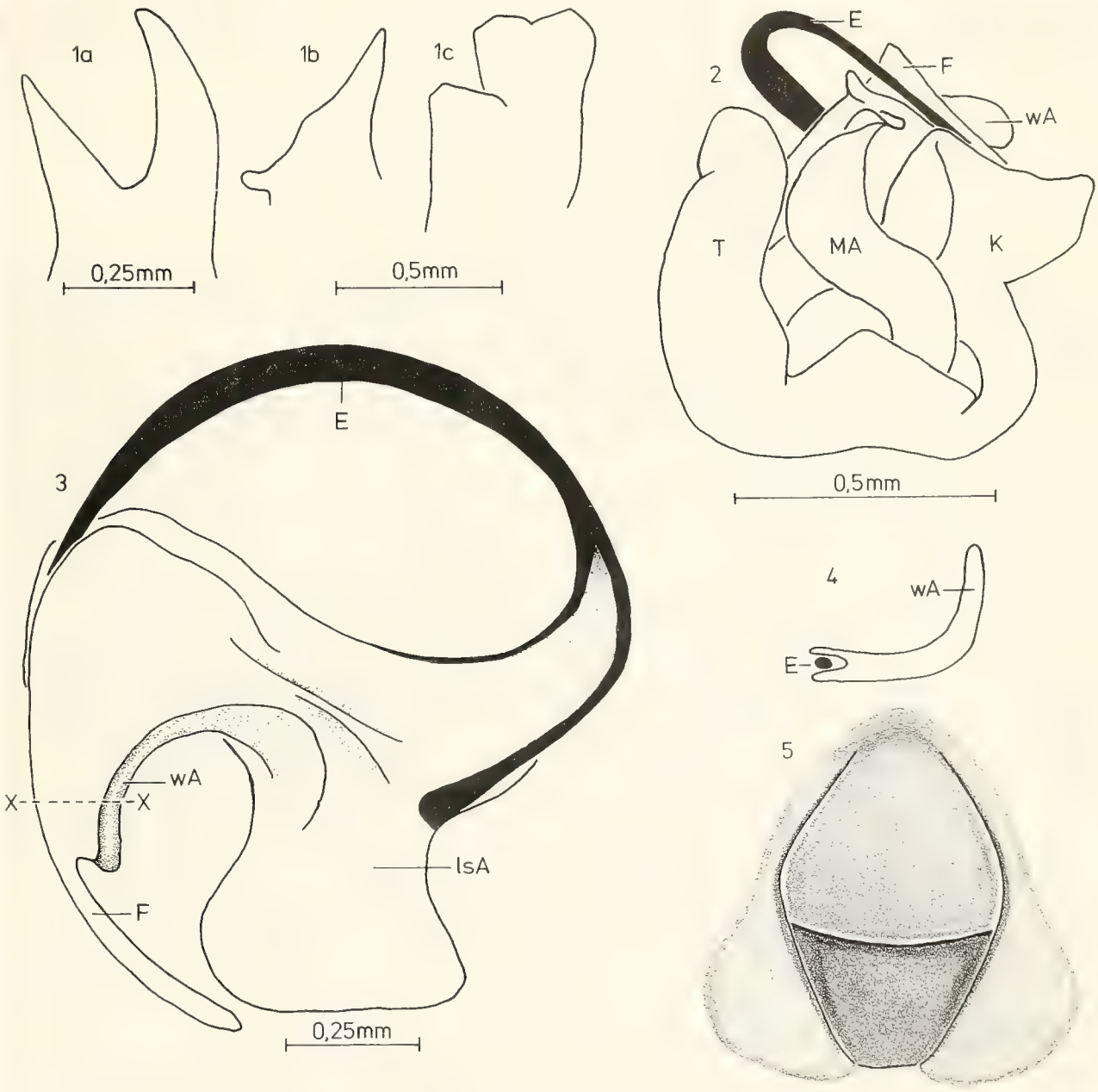


Abb. 1–5. *Dolomedes strandi.* – 1. Tibialapophyse (1a) im Vergleich zu *Dolomedes fimbriatus* (1b) und *Dolomedes plantarius* (1c), – 2. Linker Bulbus genitalis von ventral, – 3. Endapparat, – 4. Schematischer Schnitt durch den Endapparat, – 5. Epigyne (Maßstab wie Abb. 2). – *Abkürzungen: E* Embolus, *F* Fulcrum, *K* Konduktor, *lsA* laterale subterminale Apophyse, *T* Tegulum, *wA* wulstartiger Anhang, *X*– – – –*X* Schnittebene der Abb. 4.

3.4. Differentialdiagnose von *Dolomedes strandi*

Die Artbeschreibung von BONNET (1929) ist durch folgende differentialdiagnostische Merkmale zu ergänzen:

Bulbus genitalis: Endapparat wie Abb. 3. Ein schwach sklerotisierter Anhang ragt senkrecht aus dem Endapparat hervor (Abb. 3, 4).

Epigyne: Wie Abb. 5. Mittelteil in einen vorderen dunklen, behaarten Bereich und in eine hintere scharf berandete Platte geteilt.

4. Die Gattung *Dolomedes* in Europa und Sibirien

Die Gattung *Dolomedes* ist in der Fauna Europas und Sibiriens mit 4 validen Arten vertreten:

Dolomedes fimbriatus (Clerck 1757),
Dolomedes plantarius (Clerck 1757),
Dolomedes strandi Bonnet 1929,
Dolomedes tadzhikistanus Andreeva 1976.

Dolomedes fimbriatus, D. plantarius und *D. strandi* zeigen im Wesentlichen einen ähnlichen Bau des Bulbus genitalis und der Epigyne. Ein anderer Typ – sowohl im Bau der Tibialapophyse (Abb. 6) und des Bulbus genitalis (Abb. 7) als auch im Bau der Epigyne (Abb. 8) – liegt dagegen bei *D. tadzhikistanus* vor. Die Unterschiede werden im Vergleich der Abb. 1–3, 5 (*D. strandi*) und 6–8 (*D. tadzhikistanus*) deutlich. *D. tadzhikistanus* unterscheidet sich auch in der Bezahnung des Cheliceren-Hinterrandes von den anderen Arten. Diese tragen 4 Zähne, während bei *D. tadzhikistanus* dort 3 Zähne ausgebildet sind; darauf weist auch ANDREEVA (1976) hin.

Dieser Befund legt den Schluß nahe, daß *D. fimbriatus, D. plantarius* und *D. strandi* zu einer Artengruppe (= *D. fimbriatus*-Gruppe sensu CARICO 1964) und *D. tadzhikistanus* zu einer anderen Gruppe zu rechnen ist. Damit nimmt *D. tadzhikistanus* eine Sonderstellung ein. Eine endgültige Aussage darüber ist jedoch erst nach einer Revision der paläarktischen *Dolomedes*-Arten möglich, zumal von Japan, Korea und China insgesamt 17 weitere nominelle Arten gemeldet sind (BRIGNOLI 1981, PAIK 1969, ROEWER 1954, YAGINUMA 1977), deren taxonomische Bewertung zum Teil unklar ist.

ROEWER (1954) nennt für die Region zwei weitere Arten: *Dolomedes kurilensis* Strand 1907 von der Kurileninsel Iterup und *Dolomedes cordivula* Strand 1907 aus Nord-China. Das Typusmaterial von *Dolomedes cordivula* wurde im Krieg zerstört (RENNER im Druck). Nach der Artbeschreibung von *cordivula* (STRAND 1907, 1909) ist eine eindeutige Determination wegen der unzureichenden Beschreibung der Merkmale nicht möglich. – Der Artbeschreibung von *D. kurilensis* lag ein subadultes ♀ zu Grunde (STRAND 1907). Das Typus-Material von *D. kurilensis* ist verschollen (mündl. Mitteilung von Dr. B. BAEHR, München). Nach den bisherigen Erfahrungen ist die Determination von subadulten *Dolomedes*-Individuen nicht möglich (RENNER 1987). Damit ist fraglich, ob *D. kurilenis* und *D. cordivula* als valide Arten bezeichnet werden können. Diese Frage kann erst geklärt werden, wenn Material aus dem Gebiet im Rahmen einer Revision der paläarktischen *Dolomedes*-Arten untersucht wird.

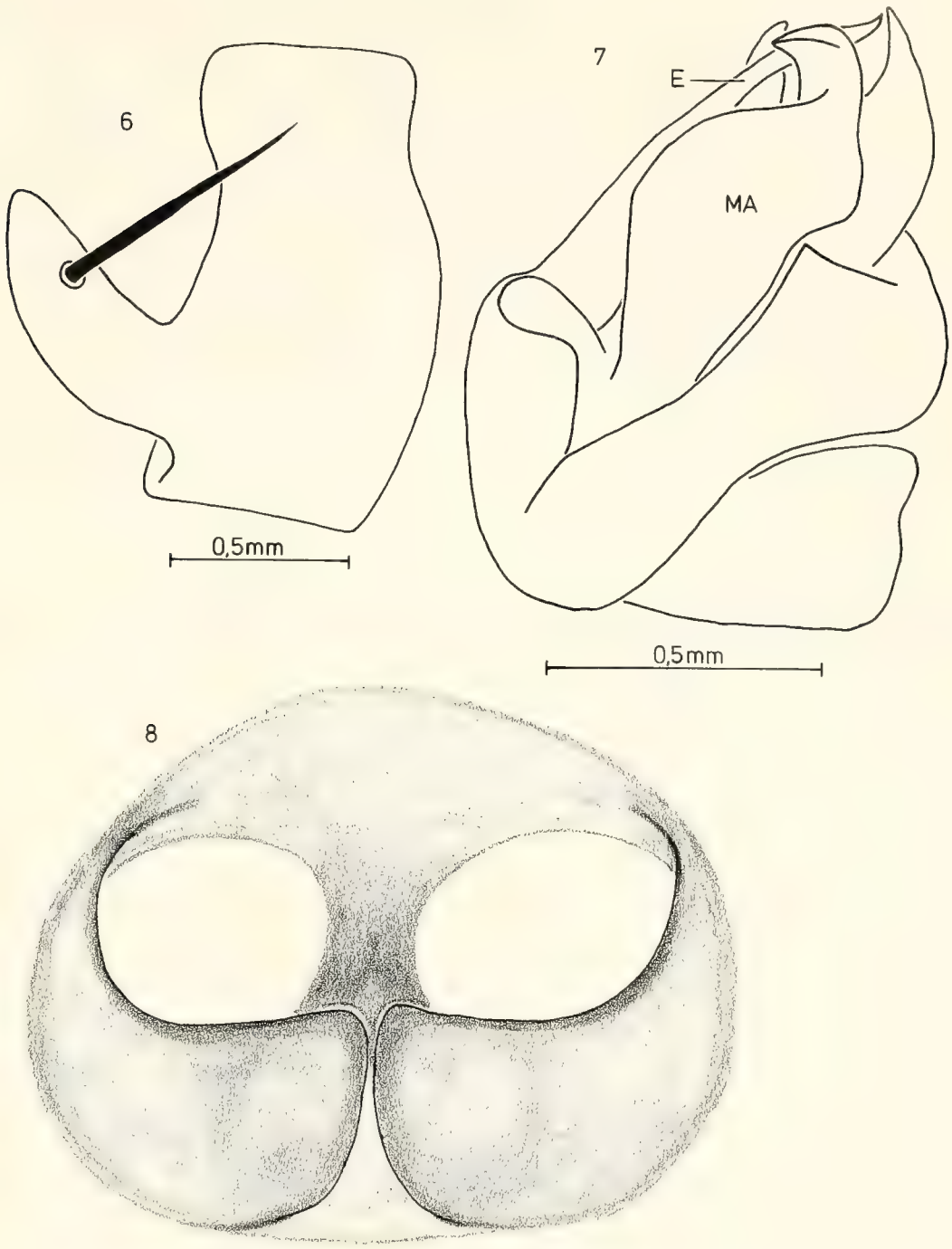


Abb. 6–8. *Dolomedes tadzhikistanus.* – 6. Tibialapophyse, – 7. Linker Bulbus genitalis von ventral, – 8. Epigyne (Maßstab wie Abb. 7). – *Abkürzungen: E* Embolus, *MA* Medianapophyse.

5. Literatur

ANDREEVA, E. (1976): Spinnen aus Tadschikistan. 195 pp.; Dushanbe. [russisch]

BRIGNOLI, P. M. (1983): A catalogue of the Araneae described between 1940 and 1981. 755 pp.; Manchester.

BONNET, P. (1929): Sur une nouvelle espèce de Dolomède (Aranéide) de la région de l'Amour (Siberie orientale). – Bull. Soc. ent. France, **17**: 267–269; Paris.

CARICO, J. E. (1973): The neartic species of the genus *Dolomedes* (Araneae: Pisauridae). – Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **144**: 435–488; Cambridge, Mass.

PAIK, K. P. (1969): The Pisauridae (Araneae) of Korea. – Educ. J. Teach. Coll. Kyung-pook Univ., **10**: 28–66; Taega.

RENNER, F. (1987): Revision der europäischen *Dolomedes*-Arten (Araneida: Pisauridae). – Suttgarter Beitr. Naturk. (Ser. A), **406**: 1–15; Stuttgart.

– (im Druck): Liste der im Krieg vernichteten Typen des Königlichen Naturalienkabinetts in Stuttgart. – TUB-Dokumentation, Kongresse und Tagungen; Berlin.

ROEWER, C. F. (1954): Katalog der Araneae, **2**: 1–1751; Brüssel.

STRAND, E. (1907): 2. Vorläufige Diagnosen süd- und ostasiatischer Clubioniden, Ageleniden, Pisauriden, Lycosiden, Oxyopiden und Salticiden. – Zool. Anz., **31**: 558–570; Leipzig.

– (1909): Süd- und ostasiatische Spinnen. – Abh. naturforsch. Ges. Görlitz, **26**: 1–128; Görlitz.

YAGINUMA, T. (1977): A list of Japanese spiders (revised in 1977). – Acta arachnol., **27** (special number): 367–406; Osaka.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. FRANZ RENNER, Staatliches Museum für Naturkunde (Museum am Löwentor), Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

ISSN 0341-0145

Schriftleitung: Dr. Wolfgang Seeger, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1
Gesamtherstellung: Verlagsdruckerei Schmidt GmbH, D-8530 Neustadt a. d. Aisch

615 OI XL 2240
03/09/95 198115

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01234 2135